

# أساسيات فسيولوجيا النبات

الأستاذ الدكتور

حشمت سليمان احمد الدسوقي

أستاذ فسيولوجيا النبات بقسم النبات - كلية العلوم

جامعة المنصورة - جمهورية مصر العربية

٢٠٠٨



اسم الكتاب	أساسيات فسيولوجيا النبات
المؤلف	أ.د. حشمت سليمان أحمد الدسوقي
رقم الإيداع	٢٥١٣ / ٢٠٠٨
الترقيم الدولي	977-410-086-7
الناشر	مكتبة جزيرة الورد - مكتبة الإيمان
	القاهرة - ش محمد عبده أمام الباب الخلفي لجامعة الأزهر - الحسين
	ت: ٢٢٥١١٤٣٧١
	حقوق النشر محفوظة للناشر

## الفهرس

صفحة

١١

المقدمة

١٥

الفصل الأول : الحالة الغروية

١٧

• أنواع المحاليل

١٩

• الخواص العامة للمحاليل الغروية

٢٤

• تقسيم الغرويات

٢٨

• مراجع مختارة

٣١

الفصل الثاني : الخلية النباتية

٣٤

• السيتوبلازم

٣٤

• النواة

٣٦

• البلاستيدات

٣٧

• الميتوكوندريا

٣٨

• الميكروزومات

٣٩

• التركيب الكيماوى للبروتوبلازم

٤٠

• الطبيعة الغروية للبروتوبلازم

٤١

• أغشية الخلية

٤٣

• الفجوة العصارية

٤٥

• مراجع مختارة

٤٧

الفصل الثالث : الخاصة الأزموزية

٥١

• علاقة الخلية النباتية بالخاصة الأزموزية

٥٣

• الخلية النباتية كجهاز أزموزى

٥٦

• العوامل التى تؤثر على الضغط الأزموزى للعصير الخلوى

٥٧

• دور الأزموزية فى حياة النبات

٥٩	• مراجع مختارة
٦١	الفصل الرابع : علاقة النبات بالماء
٦٣	• امتصاص الماء وعلاقته بالنتج
٦٤	• انواع النتج
٦٥	• فوائد النتج
٦٥	• ميكانيكية فتح و غلق الثغور ( الحركة الثغرية )
٦٧	• العوامل المؤثرة علي الحركة الثغرية
٧٠	• امتصاص الماء
٧٤	○ الامتصاص النشط
٧٨	○ الامتصاص السلبي
٨١	• العوامل المؤثرة علي امتصاص الماء
٨٦	• مراجع مختارة
٨٩	الفصل الخامس : النفاذية
	• نفاذية الجدار الخلوى
	• نفاذية الجدار البروتوبلازمى
٩١	• نفاذية الذائبات خلال الغشاء البلازمى
٩٣	• نفاذية الأيونات خلال الغشاء البلازمى
٩٦	• حركة الايونات والجزيئات خلال الغشاء البلازمى خلال النقل النشط
٩٦	• العوامل التى تؤثر على النفاذية
١٠٠	• مراجع مختارة



١٠٣	الفصل السادس : التغذية المعدنية
١٠٥	• العناصر الضرورية
١٠٧	• العناصر الغير ضرورية
١٠٧	• التعرف على الاحتياجات الغذائية للنبات
١١١	• الأعراض العامة لنقص العناصر الغذائية على النباتات
١١٣	• أهمية العناصر وتواجدها
١١٧	• امتصاص العناصر الغذائية
١٢٠	• الامتصاص السلبي
١٢١	• العوامل المؤثرة على الامتصاص السلبي
١٢٤	• الانتقال النشط
١٢٧	• ميكانيكية الامتصاص النشط
١٣١	• العوامل المؤثرة على امتصاص الأملاح
١٣٣	• انتقال العناصر الغذائية داخل النبات
١٣٦	• مراجع مختارة
١٣٩	الفصل السابع : الإنزيمات
١٤١	• الصفات الطبيعية للإنزيمات
١٤٢	• التركيب الكيميائي للإنزيمات
١٤٥	• طبيعة عمل الإنزيم
١٤٨	• العوامل التي تؤثر سرعة عمل الإنزيم
١٥٤	• توزيع الإنزيمات داخل الخلية
١٥٤	• تسمية وتنظيم الإنزيمات
١٦٠	• مراجع مختارة

١٦١	الفصل الثامن : الايض (التحول الغذائي)
١٦٤	أولا . البناء الضوئي
١٦٥	• أهمية البناء الضوئي
١٦٦	• جهاز البناء الضوئي
١٦٨	• طبيعة الضوء
١٦٩	• صبغات البناء الضوئي
١٧٢	• الجهاز التمثيلي
١٧٣	• ميكانيكية عملية البناء الضوئي
١٧٧	• العوامل المؤثرة على عملية البناء الضوئي
١٧٩	• البناء الضوئي والكيميائي في البكتريا
١٨٢	• مراجع مختارة
١٨٥	ثانياً التنفس
١٨٧	• عملية نقل الطاقة داخل انبيات
١٨٩	• مكان حدوث التنفس
١٨٩	• آلية التنفس
١٩٠	• التنفس الهوائي
١٩١	• أولاً خطوات الاضطار الجليكو
١٩٤	• التخمر
١٩٥	• دورة كريس
١٩٧	• نظام نقل الالكترون (الأكسدة الختامية)
١٩٨	• التأكسد المباشر
١٩٩	• العوامل المؤثرة على معدل التنفس
٢٠٤	• النسبة التنفسية (معامل التنفس)
٢٠٦	• طرق تقدير معدل التنفس
٢٠٨	• مراجع مختارة

- ٢١١ الفصل التاسع : النمو ومنظماته
- ٢١٩ أولا : التحكم او تنظيم النمو والتكشف
- ٢٢٢ • التكشف على مستوى الخلية والنسيج والنبات
- ٢٢٣ • التكشف البيوكيميائى
- ٢٢٤ • نوع التنظيم داخل الخلية
- ٢٣٧ • الفيتوكروم و تنشيط الجين
- ٢٣٩ ثانيا : منظمات النمو ( الهرمونات الطبيعية فى النبات )
- ٢٤١ أ- منشطات النمو
- ٢٤١ أولا : الأوكسينات
- ٢٤١ • إكتشاف الأوكسينات
- ٢٤٤ • أيض الأوكسينات
- ٢٤٧ • بعض الوظائف الفسيولوجية للأوكسينات
- ٢٥٣ ثانيا : الجبريلينات
- ٢٥٥ • إكتشاف الجبريلينات
- ٢٥٧ • توزيع وتخليق الجبريلينات فى النباتات
- ٢٥٨ • تأثيرات الجبرلين الفسيولوجية
- ٢٦٣ ثالثا : السيتوكينينات
- ٢٦٦ • الوظائف الفسيولوجية للسيتوكينينات
- ٢٧٣ ب- مثبطات النمو
- ٢٧٣ أولا : حمض الأبسيسيك
- ٢٧٤ • الوظائف الفسيولوجية
- ٢٧٩ ثانيا : الأثيلين
- ٢٨١ • تخليق الأثيلين فى النباتات
- ٢٨٣ • بعض العلاقات الفسيولوجية لغاز الأثيلين
- ٢٨٤ • العلاقة بين الأثيلين واستجابة الأنسجة النباتية للأوكسينات
- ٢٨٥ • الأثيلين و تطبيقاته
- ٢٨٦ • كيفية عمل الهرمونات النباتية

٢٩١	• مراجع مختارة
٢٩٥	الفصل العاشر : حركة النبات
٢٩٧	• حركات النمو
٣٠٠	• حركات التميؤ
٣٠٠	• الانتحاء الضوئى
٣٠٤	• الانتحاء الأرضى
٣٠٥	• الانتحاء التلامسى
٣٠٥	• الانتحاء المائى
٣٠٦	• الحركات فى النباتات أكلة الحشرات
٣٠٦	• مقاومة اللمس
٣٠٧	• الحيل الدفاعية للنبات الحساس
٣٠٩	• مراجع مختارة
٣١٣	الفصل الحادى عشر : البذرة والإنبات
٣١٥	• مكونات البذرة
٣١٧	• أنواع البذور
٣١٧	• التكاثر البذرى
٣١٨	• إنبات البذرة
٣١٩	• مراحل الإنبات
٣٢٠	• سكون البذرة
٣٢١	• السكون الأولى
٣٢٩	• السكون الثانوى
٣٣٠	• بعض المعاملات التى تؤدى الى كسر الكمون
٣٣٢	• العوامل البيئية التى تؤثر على إنبات البذرة
٣٣٧	• مراجع مختارة

٣٤٣	الفصل الثانى عشر: سكون البراعم
٣٤٩	• سلوك اجزاء الشجرة المختلفة اثناء فترة الراحة
٣٤٩	• أنواع السكون
٣٥٩	• تفتح البراعم
٣٥٩	• بعض العوامل الأخرى التى تساعد على إنهاء السكون
٣٦٢	• تساقط الثمار " منعه او الحد منه "
٣٦٣	• دور الأوكسين فى منع التساقط
٣٦٥	• مراجع مختارة
٣٦٩	الفصل الثالث عشر : الشيخوخة فى النبات
٣٧٢	• أهم مظاهر الشيخوخة فى النبات
٣٧٤	• ميكانيكية النضج والشيخوخة
٣٧٥	• تنظيم الهرمونات للشيخوخة
٣٧٩	• الشيخوخة والاجهاد
٣٨٠	• الشيخوخة والأجسام الدقيقة بالخلية
٣٨٢	• العوامل المؤثرة على الشيخوخة
٣٨٣	• نظريات الشيخوخة
٣٨٥	• مراجع مختارة
٣٨٧	الفصل الرابع عشر: التساقط
٣٨٩	• العوامل المؤثرة على سقوط الأوراق
٣٩٤	• تأخير سقوط الأوراق
٣٩٤	• تساقط الثمار
٣٩٧	• دور الهرمونات فى منع تساقط
٤٠١	• مراجع مختارة
٤٠٣	الفصل الخامس عشر : الملوحة ومنظمات النمو

- فعالية الملوحة الضارة على النباتات ٤٠٨
- الفعالية المشتركة للملوحة ومنظمات النمو الكيميائية على النباتات ٤١٥
- مراجع مختارة ٤٢١
- الفصل السادس عشر : الجفاف ٤٢٥
- أنواع ودرجات المقاومة للجفاف ٤٢٨
- تحسين التوازن المائي للنباتات المنزرعة ٤٣١
- مقاومة الجفاف ٤٣١
- كفاءة استخدام النبات للماء ٤٣٤
- التقسية ٤٣٥
- مراجع مختارة ٤٣٧

## المقدمة

نظرا للنقص التي تعانيه مكتبات الجامعات في العالم العربي في الكتاب العلمي وحاجة الطلاب العرب لقراءة العلوم الحديثة باللغة العربية لذا فكان لزاما علينا نحن المهتمين بدراسة وبحث الموضوعات المتعلقة بعلم وظائف أعضاء النبات أن نقوم بواجبنا الوطني تجاه شبابنا الدارسين بتقديم كتاب معرب لعلم فسيولوجيا النبات بعد أن شهد هذا العلم في الربع الأخير من هذا القرن طفرة معلوماتية هائلة لا تضاهيه فيها علم آخر. وبعد اهتمام العلماء ورصد الأمور للبحث في فروع علم فسيولوجيا النبات المختلفة ان دل على شيء انما يدل على أهميته الاقتصادية وخدمته للعلوم التطبيقية الزراعية. ويعد علم فسيولوجيا النبات من أهم دعائم علم الزراعة فإن كل تقدم في علم فسيولوجيا النبات يتبعه حتما تقدم في ميدان علم الزراعة وإنتاج المحاصيل وإذا تمعنا في العمليات الزراعية المختلفة التي تجري في الحقل من خدمة التربة قبل الزراعة وعمليات الخدمة أثناء نمو النبات من عزيق وري وتسميد وغيرها لوجدنا أنها عمليات يقصد منها تهيئة واعداد البيئة المحيطة بالنبات إعداداً يسهل للنبات نموه وازدهاره وبالتالي اعطاء أحسن محصول .

علم فسيولوجيا النبات - وهو أحد فروع علم النبات - يختص بدراسة ومعرفة الطريقة التي تؤدي بها ظواهر الحياة . هذه الظواهر الحيوية المختلفة تأخذ مكانها في داخل خلايا النبات وكل عضو من أعضاء النبات يختص بتأدية وظيفة معينة ولو أن هناك ترابطاً بين هذه الوظائف التي تؤثر وتتأثر ببعضها البعض .

ولكي نحصل على معلومات كافية عن ظواهر الحياة في النبات يلزم أن ندرس بدقة جميع العمليات الحيوية الهامة التي يقوم بها النبات خلال أدوار حياته المختلفة وأهميتها له بوصفه كائن حي ينمو ويحس ويتحرك ويتكلم ويفرح ويتألم.....ألخ من مظاهر الحياة. كذا يلزم دراسة المواد التي ينتجها النبات داخل جسمه ومدى استخدامه لهذه المواد .

ويرتبط علم فسيولوجيا النبات بفروع علم النبات المختلفة التى بدورها ترتبط بعضها البعض وبذلك توجد علاقة وثيقة بين الظواهر الفسيولوجية والبيئة الخارجية التى ينمو فيها النبات . وسنتناول أثناء دراستنا توضيحا لما سبق ذكره ومن المعروف أن الخلية هى الوحدة الأساسية لتركيب الكائن الحى . وتتكون الخلية النباتية من كتلة بروتوبلازميه يغلفها جدار خلوى رقيق ربره توبلازم الخلية هو مركز جميع العمليات الحيوية فى الخلية ويتركب من مجموعة ديناميكية من المواد يكون معظمها مع الماء محاليل غروية ويعزى الى وجود هذه المواد سلوك البروتوبلازم كمجموعة غروية معقده ومن أجل هذا يلزم دراسة الحالة الغروية وبعض خواصها لهامة حتى يمكن استنتاج خواص البروتوبلازم . ويلزم دراسة ميكانيكية امتصاص الماء والأملاح من التربة بواسطة المجموع الجذرى للنبات وكيفية انتقالها من الجذور حتى تصل الى أعلى قمة بالساق وتوضيح أهمية الماء للنبات والذى يمتصه بكمية كبيرة ولكن القليل منه يمتص خلال العمليات الحيوية المختلفة والجزء الأكبر منها ينتج على هيئة بخار ماء من خلال فتحاته الثغرية المنتشرة على أوراقه .

ويلزم دراسة الأيض بالنبات فهناك بد تبنى الممثلة فى عملية البناء الضوى ويد تحمل السلاح لإنتاج الطاقة اللازمة للعمليات الحيوية المختلفة والممثلة فى عملية التنفس ودراسة العوامل المساعدة العضوية والمتحركة فى ديناميكية التفاعلات الأيضية المختلفة بالخلية النباتية من خلال التعرف على المجموعات الأنزيمية بها .

النمو هو الصورة الطبيعية التى تبديها النباتات لذا فكان لزاما ان نعرف كيفية النمو بالنبات وهل ينمو النبات بصورة عشوائية ام هناك مواد تتحكم اوتهيمن على نموه وتطوره فهذا سيتضح من خلال دراسة الهرمونات النباتية أو منظمات النمو طبيعية التى يفرزها النبات بتركيزات ضئيلة فى أماكن معينة من أعضائه وتبدى نشاطها فى مناطق أخرى غيرها..... ألخ من المواضيع الجديدة مع الأحد فى الاعتبار العديد من التطورات الحديثة فى مجال فسيولوجيا النبات ويحتوى هذا الكتاب على أغلب أبواب فسيولوجيا النبات، لذلك فهو يستعمل لطلبة كليات العلوم والتربية



والزراعة والطب ويمكن ان يستفيد منه دارسى مقرر النبات العام فى الكليات والمعاهد المختلفة.

الكتاب شمل ستة عشر فصلا كل منها يعالج مجالا خاصا لفسيولوجيا النبات وكل منها كتب بأسلوب سلس وبسيط بحيث يتمكن الدارس من فهم كل ما يختص بعلم وظائف أعضاء النبات

#### المؤلف

د حشمت سليمان احمد الدسوقي



**الفصل الأول**

**الحالة الغروية**

*Colloidal State*



## مقدمة :

من المعروف ان الخلية هي الوحدة الأساسية لتركيب الكائن الحي كما أنها وحدة النشاط الحيوي فيه ، وبرتوبلازم الخلية هو مركز جميع العمليات في الخلية ، وهذا البروتوبلازم مركب اساسيا من مواد موجودة على حالة غروية واليها تنسب الخواص الطبيعية الكيميائية للبرتوبلازم كما ان كثيرا من العمليات الفسيولوجية التي تحدث في النبات تتم بواسطة عوامل مساعدة عضوية تعرف باسم الانزيمات وهذه الأخيرة موجودة أيضا على حالة غروية ، ويعزى كثير من خواص الأنزيمات الى كون وجودها على حالة غروية من أجل كل هذا يلزم قبل دراسة الخلية النباتية أن ندرس الحالة الغروية وبعض خواصها الهامة.

## انواع المحاليل:

تنقسم المحاليل بالنسبة الى حالة وجود المادة الذائبة في المادة المذيبة وعلاقة كل منهما بالأخرى الى الأقسام الآتية:

### ١) المحلول الحقيقي True Solution :

وفيه تتجزأ المادة المذابة وتنتشر في جميع أجزاء المذيب على هيئة جزيئات دقيقة أو أيونات في غاية من الدقة في الحجم بحيث لا يمكن رؤيتها بأية وسيلة من وسائل الابصار إذ أن قطرها لايتعدى ٠.٠٠١ ر. ميكرون ( الميكرن = ٠.٠٠١ ر. من المليمتر).

هذا النوع من المحاليل ثابت ولاترسب دقائقه أبداً ومن أمثلة ذلك محلول ملح الطعام ومحلول سكر القصب في الماء

## ٢) المعلق والمستحلب Suspension & Emulsion :

فى كلتا الحالتين تتجزأ المادة الى دقائق كبيرة بحيث يمكن رؤيتها بالمجهر العادى إذ يزيد قطرها على  $10^{-4}$  ميكرون . وهذا النوع من المحاليل غير ثابت إذا ماترك فترة من الوقت فإنه سرعان ماتفصل فيه دقائق المادة المنتشرة عن السائل المذيب ، فترسب بفعل الجاذبية الأرضية كما فى حالة الرمل المنتشرة فى الماء (وهذا المحلول يطلق عليه معلق Suspension أو تطفو لاختلاف كثافة المادة الذائبة عن المادة المذيبة كما فى حالة الزيت مع الماء (يسمى هذا المحلول مستحلب (Emulsion).

## ٣) المحلول الغروى Colloidal Solution :

وهو حالة وسط بين النوعين السابقين وفيه تتجزأ المادة ليس الى جزيئات صغيرة بل الى مجموعات من الجزيئات المتحدة Aggregates of molecules or particles يتراوح قطرها بين  $10^{-6}$  -  $10^{-4}$  ميكرون وتظل هذه الوحدات منتشرة فى محاليلها ولا تترسب أبداً من تلقاء نفسها ولا يمكن رؤية هذه الوحدات بالمجهر العادى ولكن يمكن رؤيتها بالمجهر الدقيق Ultramicroscope (ميكروسكوب لانهائى) والمحلول الغروى يتكون من طورين : الطور المستمر أو وسط الانتشار Dispersion medium وهو عبارة عن المادة المذيبة والتي دائماً ماتكون موجودة بكمية أكبر وتسمى المادة المنتشرة أو الذائبة بالطور الغير مستمر أو الطور المنتثر Dispersed phase ومن أمثلة المحاليل الغروية محلول أيدروكسيد الحديدك ومحلول النشاء والجيلاتين فى الماء.

نوع المحلول	حجم وحدة المادة المنتشرة في المحلول	درجة الرؤية
المحلول الحقيقي	قطر الوحدة ١/١٠٠٠ من الميكرون (جزيئات وأيونات)	لا يمكن رؤيتها بأى آلة ابصار عرفت حتى الان
المحلول الغروي	قطر الوحدة لا تقل من ١/١٠٠ ولا تزيد عن ١٠/١ ميكرون	يمكن رؤية بعض خواصها الطبيعية بالانتراميكر ومكوب
المعلقات والمستحلبات	قطر الوحدة أكبر من ١/١٠ ميكرون ( جزيئات متجمعة كبيرة الحجم)	يمكن رؤيتها بالميكروسكوب العادي او العين المجردة

### الخواص العامة للمحاليل الغروية:

#### ١- الانتشار Diffusion :

لما كان معدل الانتشار المادة يتناسب عكسيا مع حجم دقائقها لذا فان الدقائق الغروية تنتشر بمعدل منخفض جدا اذا قورن بمعدل انتشار الدقائق الجزيئية أو الايونية في المحاليل الحقيقية ، ويمكن للدقائق الغروية أن تنتشر خلال ورق الترشيح العادي اذا أن قطر الثقوب ورقة الترشيح يقع بين 2 - 5 ميكرون بينما قطر الحبيبة الغروية يقع بين ٠٠٠١ - ١ ميكرون على أنه اذا عومل ورق الترشيح العادي بمواد خاصة فإنه يمكن الحصول على مرشحات دقيقة لا تسمح مسامها بمرور الدقائق الغروية اي أن مسامها تسمح بمرور وسط الانتشار ولا تسمح بمرور الطور المنتشر في المحاليل الغروية . وبذا يمكن بهذه العملية فصل دقائق المحاليل الغروية الموجودة في محلول ما وتسمى هذه العملية الترشيح الدقيق ويطلق على هذا المرشح اسم المرشح الدقيق ولا تستطيع الدقائق الغروية أيضا أن تنتشر خلال الاغشية الصناعية كالكلوديون والسلفان

مع ملاحظة أن هذه الأغشية تسمح بانتشار جزيئات المحاليل الحقيقية خلالها ، ويستفاد من هذه الخاصية في فصل المحاليل الحقيقية عن المحاليل الغروية وذلك بوضع الخليط في كيس غشائي وغمس هذا الكيس في ماء نقي يجدد من وقت لآخر في ماء جارٍ باستمرار وتسمى هذه العملية بالفرز الانتشاري للذائبات .

## ٢- الضغط الاسموزي Osmotic pressure :

تتوقف الضغوط الأسموزية للمحاليل على عدد الدقائق المادية الموجودة بها بغض النظر عن طبيعتها اوحجمها فاذا اخذنا محلولين تركيز كل منهما ٢% الأول منهما عبارة عن محلول حقيقي من سكر لقصب والثاني محلول غروي من النشا فان عدد الوحدات "الجزيئات" من السكر الموجودة في المحلول الأول تكون أكبر عددا من عدد الوحدات "التجمعات الجزيئية" من النشا الموجودة في المحلول الثاني وذلك لأن الوزن الجزيئي لسكر انقصب أقل بكثير من الوزن الجزيئي للنشا وبالتالي يكون الضغط الأسموزي لمحلول النشا الغروي أقل بكثير من الضغط الاسموزي لمحلول السكر الحقيقي ، ومن المعروف أن الضغوط الأسموزية للمحاليل الغروية لا تتعدى كسر صغير من الضغط الجوي .

## ٣- ظاهرة تئدال :

إذا سلطنا حزمة ضوئية على وعاء زجاجي ممتلئ بالماء النقي ثم فحصنا ذلك الوعاء في اتجاه جانبي عمودي على مسار الحزمة الضوئية فإنه لا يمكننا إدراك مسار الضوء خلال الماء النقي ، ويحدث ذلك أيضا إذا استبدلنا الماء بمحلول حقيقي كمحلول ملح الطعام ، أما إذا ملأنا الوعاء الزجاجي بمحلول غروي فاننا نستطيع في هذه الحالة ان ندرك مسار الضوء في المحلول الغروي ويمكننا أن نحدد المنطقة التي يمر خلالها وتبدو هذه المنطقة عكرة بالنسبة لبقية المحلول ، ويرجع ذلك الى انعكاس الضوء بواسطة الدقائق الغروية في المنطقة التي يمر خلالها الشعاع الضوئي ويسمى هذه



الظاهرة ظاهرة تبدال\* وهى تشبه تمام الشبه ما يلاحظ عند مرور شعاع ضوئى وسط حجرة مظلمة.

#### ٤- الحركة البراونية Brownian Movement :

إذا فحصنا محلولاً غروبياً بنوع من الميكروسكوب يسمى الميكروسكوب اللانهائى Ultra microscope وهو يختلف عن النوع العادى بان حقل الفحص به مظلماً ويمر خلال المحلول الذى يراد فحصه حزمة ضوئية قوية فى اتجاه جانبي متعامد مع انبوبة الفحص فاننا نلاحظ مسار الضوء خلال المحلول الغروبى مركب من نقط مضيئة لامعة تمثل كل منها شعاع ضوئى منعكس باحدى الدقائق الغروية الموجودة فى المحلول كذا فان هذه النقط المضيئة تتحرك حركة شديدة فى اتجاهات مختلفة تعرف بالحركة البراونية نسبة الى العالم النباتى الذى اكتشفها وتعزى هذه الحركة الى دفع الدقائق الغروية دفعا غير منتظم من نواحيها المختلفة بواسطة جزيئات السائل (وسط الانتشار) بفعل طاقتها الحركية واذا رفعنا درجة حرارة المحلول الغروبى فان درجة الحرارة البراونية تزداد نظرا لزيادة طاقة جزيئات السائل المذيب\*.

#### ٥- الشحنة الكهربائية Electric Charge :

توجد على الدقائق الغروية على الدوام شحنات كهربائية غير قاصرة على الذرات المكونة للدقيقة الغروية ولكنها موزعة على السطح الكلى للدقيقة ويمكن الاستدلال على وجود الشحنات بحركة الدقائق الغروية فى اتجاه معين عند وضع المحلول فى مجال كهربائى ويمكن معرفة نوع الشحنة من اتجاه الدقائق نحو أحد قطبي المجال الكهربائى وتسمى هذه الحركة الحمل الكهربائى Electrophoresis ويعزى ثبات المحاليل الغروية الى وجود هذه الشحنات على دقائقها ونظرا لتشابه الشحنات ، تتنافر الدقائق الغروية وبذلك تبقى معلقة فى السائل المذيب واذا عودلت شحنة الدقائق الغروية بأيونات الذائبات الكهربائية ذات الشحنات المضادة فان الدقائق الغروية تترسب فى الحال وذلك فى المحاليل الغروية الكارمة للمذيب وتزداد القوة الترسيبية للأيونات

بازدياد تكافؤها فمثلا وجد أن القوة الترسيبية لأيونات الموجبة  $Na^+$  ،  $Mg^{++}$  على الدقائق الغروية هي كنسبة ٥٠ : ٧ على التوالي ، ويلاحظ أنه من الفوائد التي تنتج عن اضافة المركبات الجيرية الى التربة الطينية انها تجمع دقائق الطين الغروى السالبة للشحنة الكهربائية بفعل ايونات الكالسيوم الموجبة فتزداد مسامية التربة وتوجد تهويتها وتصبح أكثر ملائمة لنمو النبات . ولذا تتكون دلتا الانهار عند التقاء ماء النهر المحمل بالطمي الغروى بمياة البحر المحتوية على أملاح ذائبة متאיئة فتتعادل شحنات الطين الغروى السالبة مع الأيونات المضادة فى الشحنة فيترسب الطين و تتكون الدلتا .

## ٦- التجمع السطحى او الادمصاص Adsorption :

من المعروف أن سطح أى سائل يختلف من حيث خواصة الطبيعية عن بقية كتلة السائل العام فجزيئات السائل الموجودة بداخله تكون معرضة لجاذبيات متكافئة من جميع نواحيها أما الجزيئات المكونة للطبقة السطحية فانها تكون معرضة لجاذبيات جانبية أخرى نحو الداخل ولكن لا يوجد ما يعادلها نحو الخارج اى هناك ميل لتقليل عدد الجزيئات المكونة للطبقة السطحية فتتضاءل مساحة السطح تدريجيا حتى تصل لاقل حجم ممكن ويقال لهذا الشد الذى يعانیه سطح السائل و الذى يجعله ميالا للتقلص كما لو كان غشاء مرنا بالتوتر السطحى Surface tension وهو ما يفسر تجمع نقط السائل متى سقطت على سطح املس بتجمع هذه الجزيئات تقل مساحة سطحها الكلى عما لو بقيت منفصلة واذا كان لدينا سائلان لا يمتزجان فان الحد الفاصل بينهما معرضا لقوتين جاذبيتين فجزيئات الطبقة السطحية لاحد السائلين تكون معرضة لجذبها نحو الداخل من جزيئات السائل نفسه وجذب نحو الخارج من جزيئات السائل الأخر ويكون الفرق بين هاتين القوتين هو ما يعبر عنه بالتوتر البينى ، وتؤثر المواد الذائبة فى السائل على قيمة توتر سطحة الملامس لأى طور اخر لا يمتزج به فبعض المواد تميل الى التجمع على السطح الفاصل من توتر السطح ويطلق على ظاهرة تجمع المواد الذائبة الخافضة للتوتر البينى للتجمع السطحى وهذه المواد التى تعمل على خفض التوتر السطحى او البينى فيطلق عليها المواد النشطة على السطح ومن امثلتها اغلب

المواد العضوية وهناك مواد تجذبها جزيئات الماء الى الداخل ولا تتراكم على السطح وهذه يطلق عليها المواد الغير نشطة على السطح وأحيانا تعمل على زيادة التوتر السطحي للماء بدرجة قليلة مثل الأملاح والسكريات ولما كانت الغرويات تتميز بكبر المساحات الكلية لسطوحها وبذا تكتسب قدرة كبيرة على التجمع السطحي.

ومن المعروف أيضا أن معدل الادمصاص ينخفض بارتفاع درجة الحرارة وهذا راجع الى زيادة الطاقة الحركية للمواد المتجمعة سطحيا فيسهل هروبها من السطح . وتلعب ظاهرة التجمع السطحي دورا كبيرا لأهميه الكائنات الحية ففي خلايا النبات يوجد عدد كبير من السطوح البينية فهناك رأى يقول أن الأغشية البلازمية فى الخلية تتكون نتيجة لتجمع البروتينات والمركبات الدهنية تجمعا سطحيا عند سطح الانفصال وعلى ذلك فالغشاء البلازمى الخارجى يتكون عند سطح الانفصال بين الجدار الخلوى المشبع للماء و البروتوبلازم أما الغشاء البلازمى الداخلى فيتكون عند سطح الانفصال بين الفجوة العصارية والبروتوبلازم وحيث أن تركيب المحاليل العصارية تختلف عادة عن تركيب المحاليل المبللة للجدر الخلوية و المتصلة بها اتصالا مباشرة بالسيتوبلازم فمن المتوقع اذن أن يغير الغشاء البلازمى الخارجى من حيث تركيبية وخواص الغشاء البلازمى الداخلى وكلما كان البروتين له بعض الخواص الكهربائية فانه لا يعتبر من المواد النشطة على السطح عند مقارنته بالمواد الدهنية لذا فانه فى البروتوبلازم الحى تكون المواد الدهنية على سطحة بتركيز المواد البروتينية وطبيعة تكوين هذه الاغشية البروتوبلازمية لها أهميتها فى نفاذية السيتوبلازم وتلعب ظاهرة الادمصاص دورا كبيرا فى وظائف الخلية فظاهرة التشرب لها أهمية فى علاقة الخلية بالماء تشمل ادمصاص الماء وعمل الانزيمات من الوجهة العامة تعرف بانها تشمل ظاهرة الادمصاص كما انه بواسطة استعمال الصبغات أمكن الحصول على معلومات كثيرة عن الخلية حيث أن هذه الصبغات يختلف تجمعها السطحي باختلاف مركبات الخلية.

## تقسيم الغرويات :

تتقسم المواد الغروية الى قسمين هامين يتوقف على مدى القابلية بين المادة المنتثرة ووسط الانتثار

١- غرويات كارهة لوسط الانتثار **Lyophobic colloids** : فاذا كان وسط الانتثار هو الماء سميت غرويات كارهة للماء **Hydrophobic** ومن أمثلتها المواد الغروية المكونة من مواد معدنية مثل أيدروكسيد الحديد الغروي وأيدروكسيد الألمنيوم الغروي وسمى هذا النوع بانه كارهة لوسط الانتثار لأنه لا توجد قابلية بين دقائقه المادية وبين وسط الانتثار .

٢- غريات محبة لوسط الانتثار **Lyophilic colloids** : واذا كان وسط الانتثار ماء سميت غرويات محبة للماء **Hydrophilic** ومن أمثلتها بعض المواد العضوية كالجيلاتين و النشا والصمغ العربى والبروتينات وأطلق عليها هذا الاسم لأنه توجد قابلية شديدة بين وسط الانتثار والطور المنتثر ونظرا لهذه الخاصية تتشرب هذه المواد المذيب بكميات كبيرة .

وتتلخص اوجة الخلاف فى الخواص المميزة لكل من النوعين فى ما يأتى :-

١- الفحص الميكروسكوبى : تشاهد الحركة البراونية بوضوح فى حالة فحص المحاليل الغرويات الكارهة لوسط الانتثار أما فى النوع الاخر فيمكن مشاهدة خاصية تدال ولكن يتعذر رؤية الحركة البراونية بوضوح نظرا لوجود أغشية حولها من سائل وسط الانتثار .

٢- اللزوجة **Viscosity** : لا تختلف لزوجة المحلول الغروي لكارهة لوسط الانتثار أختلافا محسوسا عن لزوجة وسط الانتثار أما الغرويات المحبة لمذيب فان لزوجة محاليلها تكون عادة أكبر من لزوجة وسط الانتثار وتزداد لزوجتها زيادة محسوسة بزيادة تركيزها وتعزى الزيادة فى هذه الحالة الى تشبع الدقائق المادية بسائل وسط الانتثار فيرتب على زيادة تركيز الطور المنتثر نتيجة خفض كمية السائل الحر النسبية نظرا لاتحاد جزء كبير منه بالدقائق الغروية وهذا من شأنه أن يقل من سيولة المحلول

أى يرتفع من لزوجته وتتأثر لزوجة جميع السوائل بما فيها المحاليل الغروية بدرجة الحرارة فتقل بارتفاعها وتزيد بانخفاضها كالجيلاتين والاجار والنشا سواء بزيادة الطور المنتثر أو خفض درجة الحرارة أدى ذلك الى تغير حالتها الطبيعية فيتماسك المحلول الغروى ويصبح قوامه شبه صلب أى يتحول من حالة السيولة الى حالة الصلابة أو الحالة الهلامية وهذا التحول هو نتيجة لانعكاس اطواره الذى قد يكون مرده الى تقارب دقائق الطور المنتثر المشبع بالسائل وذلك بسبب زيادة عددها فى حالة زيادة الطور المنتثر أو زيادة سمك أغشيتها فى حالة خفض درجة الحرارة حيث أن هذه تعمل على ازدياد التوتر السطحي للسائل المغلف للدقائق بعضا ببعض فى صورة شبكة تملأ عيونها أجزاء منفصلة من وسط الانتثار ويسمى الماء الذى يغلف الحبيبات بالماء المرتبط أما الماء الذى يكون وسط الانتثار فيسمى الماء الحر وتتسرب الغرويات المحبة للماء بكميات كبيرة من الماء ويطلق على هذه الظاهرة ظاهرة التشرب Imbibition وفيها تتجمع أغشية كبيرة من الماء حول الدقائق الغروية وتتوقف كمية الماء الذى تتسرب به المادة على مدى قوة التماسك بين وحدات المادة حيث ان أغشية الماء تعمل على تباعد وحدات المادة عن بعضها فاذا كانت قوة التماسك بين وحدات المادة ضعيفة تسربت بكميات كبيرة من الماء حيث ينتهى الأمر الى تكوين محلول غروى وخاصية التشرب هذه أكثر وضوحا فى حالة انبات البذور تتسرب بكميات كبيرة من الماء اللازم لعملية الانبات.

٣- الترسيب Precipitation : يرجع ثبات الغرويات الكارهة لوسط الانتثار لعامل واحد هو الشحنة الكهربائية الموجودة على الدقائق الغروية و التى تسبب تنافرها وتحول دون تجمعها الى دقائق أكبر واذا عودلت هذه الشحنات او قللت قيمة هذه الشحنات عن حد معين فان الدقائق الغروية تترسب فى الحال وهذا يفسر شدة حساسية هذه المحاليل للذائبات الكهربائية ويكون الترسيب فى هذه الحالة غير عكسى أى لا يمكن اعادة الدقائق الغروية الى حالتها الطبيعية.

أما محاليل الغرويات المحبة لوسط الانتثار فيرجع ثباتها الى عاملين:

# أ - الشحنة الكهربائية

## ب - التشرب بسائل وسط الانتثار

وهي أن تحاط كل دقيقة بغشاء وهذه الأغشية تمنع الدقائق الغروية من أن تلامس بعضها البعض وبذلك تظل معلقة في وسط الانتثار ويكفي توافر أحد هذين العاملين لكي يبقى المحلول الغروي ثابتاً.

وتتميز الغرويات المحبة لوسط الانتثار بقدرة معظمها على التحول من الحالة السائلة Sol إلى حالة متصلبة نوعاً ما . فإذا ترك محلول غروي من هذا النوع كمحلول الجيلاتين الساخن ليبرد فإنه يتحول إلى شبه مستحلب هلامي Gel يعود إلى الحالة السائلة مرة أخرى إذا سخن وتسمى هذه الظاهرة بظاهرة إنعكاس الأطوار في الغرويات Phase reversal in colloids بمعنى أن الطور المنتشر يصبح وسط انتثار وأن وسط الانتثار يصبح طوراً منتشراً . ففي حالة غروي الجيلاتين السائل يكون الجزء الأكبر من وسط الانتثار (الماء) موجود في حالة طليقة Free تباعد بين حبيبات الجيلاتين المنتشرة أما عندما يتصلب غروي الجيلاتين سائل بالبرودة فإن هذا الماء الطليق يتحول معظمه إلى أغلفة تحيط بالحبيبات الغروية التي تتقارب ويتصل بعضها ببعض في صورة شبكة تملأ عيونها قطرات منفصلة من الماء وفي هذه الحالة يكون الماء المغلف للحبيبات الغروية في حالة غير حرة أي مقيدة Bound water وفي بعض الأحيان لا يكون تحول شبه المستحلب من الحالة السائلة إلى المتصلبة عكسياً وأوضح مثل لذلك زلال البيض بالغليان فإذا برد ثانية فإنه لايسيل .

تتشرب شبه المستحلبات المتصلبة Gels الماء بكميات كبيرة ويطلق على هذه الظاهرة اسم ظاهرة التشرب Imbibition وفيها تحيط حبيبات المادة نفسها بأغشية من الماء يزداد سمكها كلما زادت كمية الماء المتشرب . ويتوقف كمية الماء الذي تتشرب به المادة على قوة التماسك بين حبيباتها فكلما كانت قوة التماسك صغيرة زادت قدرة الغروي على التشرب وينتهي الأمر بالتحول إلى محلول غروي . فالجيلاتين مثلاً يتشرب الماء بدرجة كبيرة وذلك لأن قوة تماسك دقائق الجيلاتين ضعيفة بينما تتشرب

قطعة الخشب وهي غروى متصلب أيضا الماء بدرجة قليلة ولا تتحول مطلقا الى الحالة السائلة نظرا لقوة التماسك الكبيرة بين دقائق الخشب . وخاصية التشرب هذه تكون أكثر وضوحا في حالة انبات البذور حيث أنها تتشرب بكميات كبيرة الماء اللازم لعمليات الانبات .

مراجع مختارة

- 1- Bechhold, H. (1919): Colloids in Biology and Medicine, N.Y.: D. van Nostrand, 364-76.
- 2- Chatterjee, A., (2005): Application of localized reactivity index in combination with periodic DFT calculation to rationalize the swelling mechanism of clay type inorganic material, Journal of Chemical Sciences. 117(5): 533-539.
- 3- Clark A. (1923) "The Properties of Certain 'Colloidal' Preparations of Metals" Br Med J, Feb. 17, 273-77.
- 4- Dukhin, A.S. and Goetz, P.J. (2002): Ultrasound for characterizing colloids, Elsevier. Chemistry The Central Science, 7th Ed. by Rodil.Ma.Lourdes C. ISBN 013533480 .
- 5- Hauser, W.; Goetz, R.; Geckeis, H. ; Geyer, F.W. and KIM, J.I. (2001): Online-monitoring of colloid migration with Laser Induced Breakdown Detection at the Grimsel Test Site. Poster at Migration Conference 2001.
- 6- Hauser, W.; Geckeis, H.; KIM, J.I. and Fierz, T. (2002): A mobile laser-induced breakdown detection system and its application for the in situ-monitoring of colloid migration, Colloids Surf A, 203, 37-45.
- 7- Lyklema, J. (1995): Fundamentals of Interface and Colloid Science. vol.2, page.3.208.
- 8- Missana, T. and Adel, A. (2000): On the applicability of DLVO theory to the prediction of clay colloids stability. J. Coll. Interface Sci.. 230, 150-156
- 9- Missana, T., Alonso, U. and Turrero, M.J (2001) Generation and stability of bentonite colloids at the bentonite / granite interface of a deep geological radioactive waste repository. Journal of Contaminant Hydrology, In press (2003).

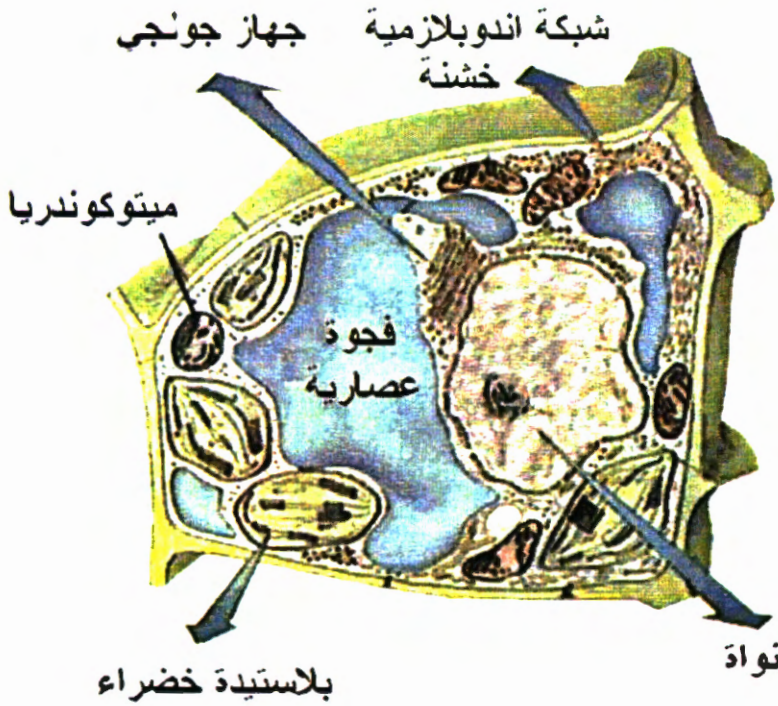


- 10-Missana, T.; Garcia-Gutierrez, M. and Alonso, U. (2003): Kinetics and irreversibility of Caesium and Uranium sorption onto bentonite colloids. REIMS conference 2002.
- 11-Moeri, A.; Geckeis, H. and Fierz, T.H. (2001): Field tracer migration tests at the Grimsel Test Site - Studying the colloid migration in a granitic fracture Poster at Migration Conference. 2001.
- 12-Missana, T.; Mingarro, M. and Garcia-Gutierrez, M. (2001): CRR project: Sorption kinetics of Cs, U, Tc and Se onto granite and fault gouge materials and effects due to the presence of bentonite colloids.
- 13- Schafer, T., Bauer, A., Bundschuh, T., Rabung, T. Geckeis, H. and Kim, J. I. (2000): Colloidal stability of inorganic colloids in natural and synthetic groundwater. In: Applied Mineralogy. RAMMLMAIR et al. (eds.), Balkema, Rotterdam, 675-678.



**الفصل الثانى**  
**الخلية النباتية**  
*Plant Cell*





(الشكل ١) يوضح تركيب الخلية النباتية

تتكون الخلية النباتية البالغة الحية من جزئين رئيسين هما البروتوبلاست Protoplast والجدار الخلوي Cell wall والبروتوبلاست كتلة من مادة حية تعرف بالبروتوبلازم Protoplasm تركيبها الكيميائي معقد جدا ويمكن أن نعتبرها خليطا من البروتينات والمواد الدهنية وتدخل في تركيبها عناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين والنيتروجين والكبريت والفوسفور. والبروتوبلازم مادة غروية متميئة قوامها مثل قوام زلال البيض ومحتوياتها الرئيسية هي السيتوبلازم والنواة والبلاستيدات والميتوكوندريا والميكروزومات .

## أ- السيتوبلازم :

يتكون السيتوبلازم من محلول غروى محب للماء وتتفاوت درجة لزوجته تفاوتاً كبيراً من خلية لأخرى فقد نراه سائلاً فى الخلايا النشطة كما فى أوراق الألويا ويبدو أغلظ قواماً فى الخلايا المرستيمية ويكاد يكون صلباً فى خلايا أنسجة البذور الجافة وتؤثر درجة الحرارة وتغير الحموضة والمواد الكيميائية فى لزوجة السيتوبلازم ويمكن الاستدلال على سيولة السيتوبلازم وعلى سيولة البروتوبلازم عامة من الشواهد الآتية:

١- تأخذ القطرات المائية المنتشرة فيه شكلاً كرياً.

٢- إذا فحص السيتوبلازم خلال المجهر الدقيق فإن حبيباته تشاهد فى حركة تذبذبية تعرف بالحركة البراونية .

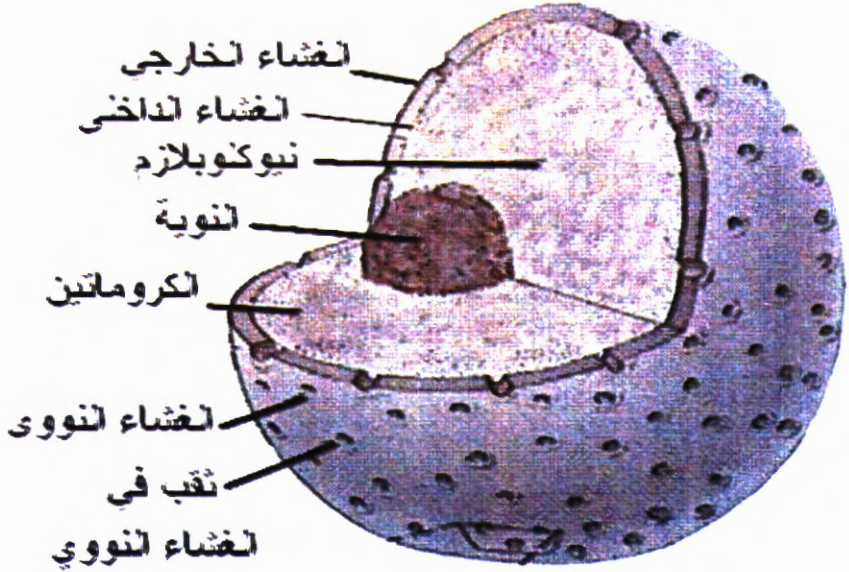
٣- فى بعض الخلايا يشاهد السيتوبلازم حركة انسيابية Protoplasmic Streaming حول السطح الداخلى للجدار الخلوى .

وليس للسيتوبلازم عمل معروف على وجه التحديد ولكن يمكن القول بأنه يعتبر الوسط الذى تنتشر فيه المواد الى مركز التفاعل مثل البلاستيدات والنواة والميتوكوندريا والميكروزومات أو بعيداً عنها .

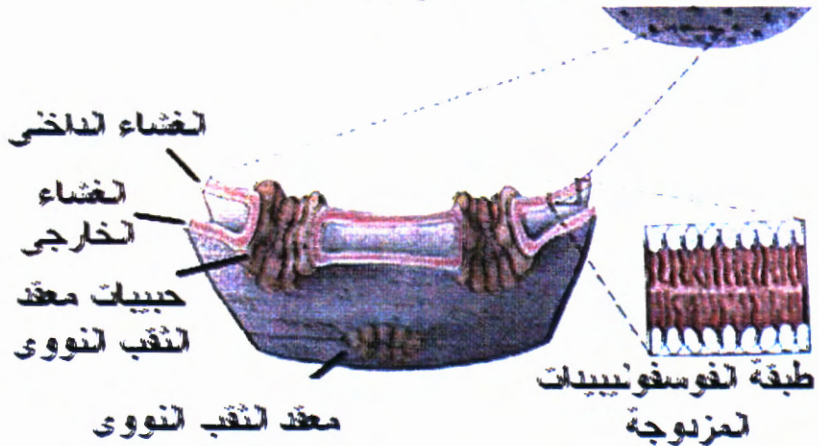
## ب - النواة :

جسم كروى يرى منغمساً فى السيتوبلازم وتتكون النواة من شبكة كروماتينية يسهل رؤيتها فى التحضيرات المجهرية المصبوغة أما وسط النواة فمملوء بسائل يعرف بالعصير النووى Nuclear Sap ويغلف النواة غلاف رقيق يعرف بالغشاء النووى Nuclear membrane وتحتوى كل نواة عادة جسماً كروماتينياً يعرف بالنوية Nucleolus يمثل انتفاخاً أو تغليظاً فى الشبكة الكروماتينية ويصطبغ مثلها بلون داكن وتحتوى النواة على عكس السيتوبلازم - على نسبة أكبر من البروتينات النووية

وحامض الريبونيوكلريك Ribonucleic acid وقد ثبت أن الغشاء النووي غشاء حقيقي وليس مجرد فاصل بين النواة والسيتوبلازم إذ أمكن رؤية هذا الغشاء بواسطة الميكروسكوب الإلكتروني ويبدو أن الغشاء النووي أكثر انفاذاً للذائبات من الأغشية البلازمية التي تحيط بالسيتوبلازم.



(الشكل ٢) يوضح تركيب النواة



(الشكل ٣) يوضح تركيب الغشاء النووى



### ج - البلاستيدات:

جسيمات سيتوبلازمية لها أشكال وألوان وأحجام مختلفة وتقوم بدور هام فى النشاط الحيوى وتبدو عالقة أو سابحة فى السيتوبلازم وتقسم كالتالى:

#### ١- بلاستيدات خضراء:

وتوجد فى أنسجة النبات المعرضة للضوء ويختلف عدد هذه البلاستيدات فى الخلية من نبات لآخر وتحتوى البلاستيدة الخضراء على أصباغ مختلفة يغلب فيها كلوروفيل أ ، ب حيث يكونان مايقرب من ٧٠% ولذلك يغلب اللون الأخضر على الألوان الأخرى . وتتكون حبيبات النشاء فى داخل البلاستيدات الخضراء بأعداد كبيرة.

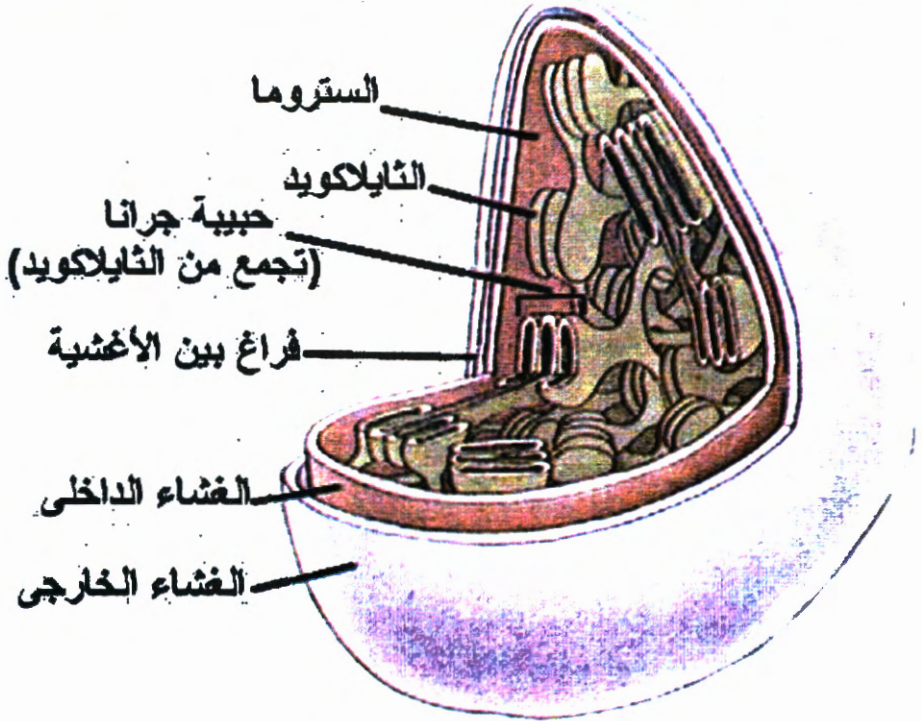
#### ٢- بلاستيدات ملونة:

ليس لها نشاط فى عملية التمثيل الضوئى وهى أجسام بلازمية دقيقة مختلفة اللون توجد بأحجام وأشكال عديدة وتوجد البلاستيدات الملونة فى جذور بعض النباتات كالجذر وبتلات بعض الأزهار فى بعض الثمار كالطماطم.

#### ٣- بلاستيدات عديمة اللون

وتوجد فى الأجزاء النباتية غير الملونة البعيدة عن الضوء فهى موجودة مثلاً فى حراشيف الأبصال وفى أعضاء الاختزان الأرضية حيث تقوم بتحويل المواد السكرية الذائبة الى حبيبات نشوية غير قابلة للذوبان وصالحة للاختزان . وهناك أيضا بلاستيدات عديمة اللون تتكون بداخلها البروتينات والدهون والزيوت الاختزانية.



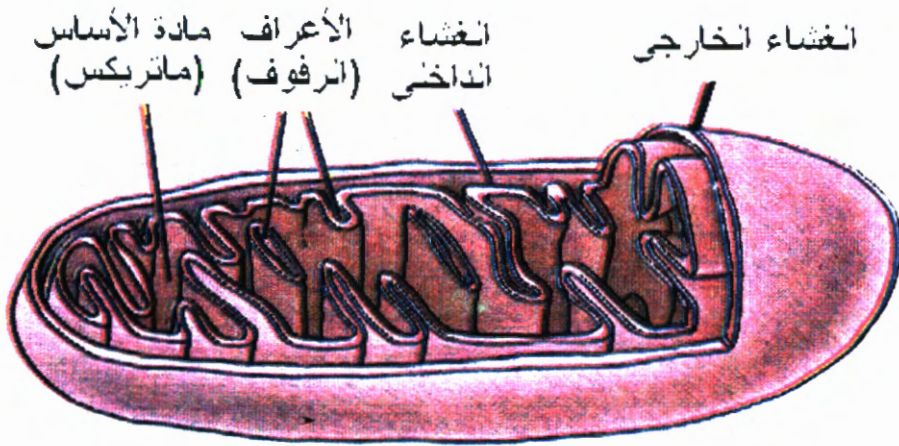


(الشكل ٤) يوضح تركيب البلاستيدة

#### د - الميتوكوندريا :

جسيمات بلازمية ميكروسكوبية ذات أشكال مختلفة من بروتين ومواد دهنية وسكر وحامض نووى .

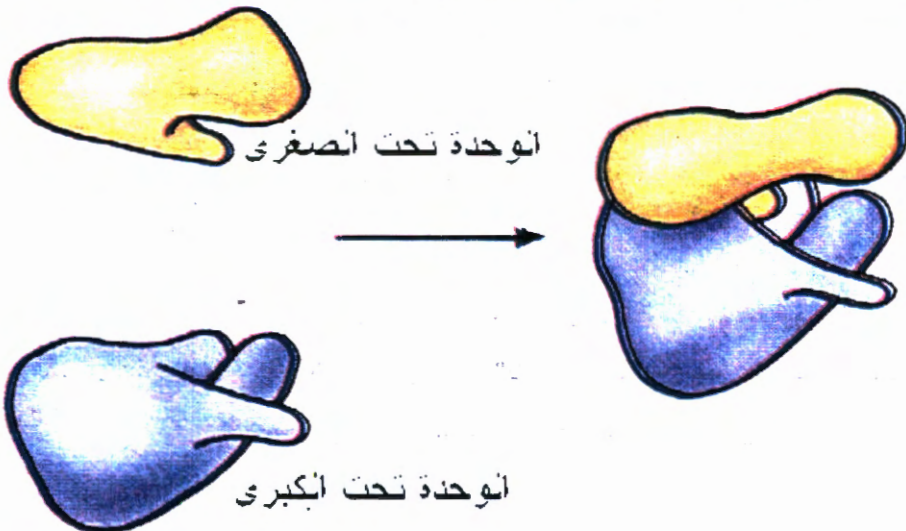
وللميتوكوندريا صلة وثيقة بانزيمات التنفس مثل انزيمات السيتوكروم وانزيمات دورة كريس كما ثبت أن لها القدرة على جمع الطاقة المنطلقة من أكسدة بعض الأحماض واستغلالها فى بناء مركبات غنية بالطاقة لها أهمية كبرى فى عملية التنفس .



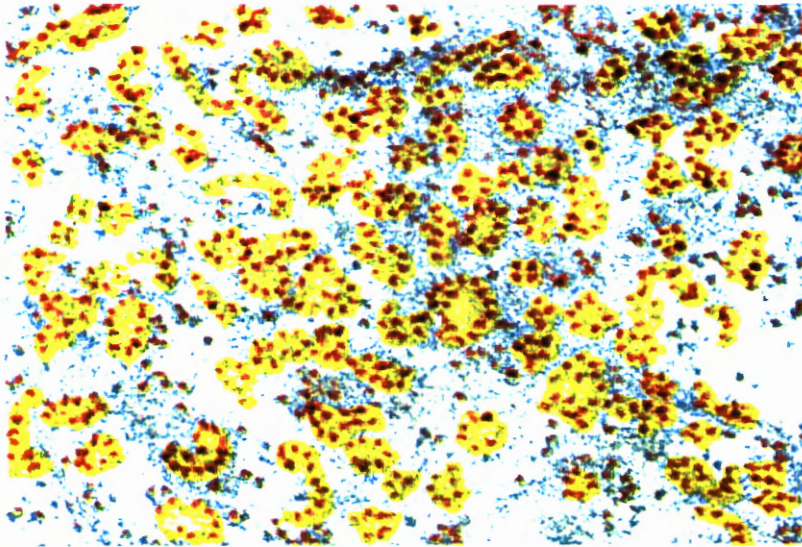
(الشكل ٥) يوضح تركيب الميتوكوندريا

هـ - الميكروزومات:

وهي جسيمات بلازمية دقيقة جدا تحتوى على نسبة كبيرة من الأحماض النووية ويعتقد أن لها دورا هاما في التحول البروتينى وفى أكسدة الأحماض الدهنية.



(الشكل ٦) يوضح تركيب الريبوسوم



التركيب الكيميائي للبروتوبلازم :

أوضح التحليل الكيماوى أن البروتوبلازم فى الخلايا الناشطة يتكون أساسا من الماء إذ تصل نسبته الى ٩٠% أو أكثر وتنخفض هذه النسبة الى ١٠% وأقل فى بروتوبلازم البذور الجافة.

أما مادة البروتوبلازم الجافة فتحتوى على حوالى ٤٠ - ٦٠ % بروتينات وغيرها من المركبات النيتروجينية كالأحماض الأمينية والأميدات وتوجد نسبة أقل من المواد الدهنية ومنها الدهون الحقيقية والفسفوليبيدات والمواد الكربوهيدراتية من سكريات وعديدات تسكر والأملاح المعدنية ومعظمها فوسفات وكلوريد وكبريتات و كربونات الماغنسيوم والصوديوم والكالسيوم.

إذا مزجت المواد غير الحية السابقة بنفس النسب التى توجد عليها فى البروتوبلازم فانها لاتكون مادة حية مطلقا وعلى ذلك فتعزى ظاهرة الحياة فى البروتوبلازم الى الطريقة الغامضة التى تنتظم بها هذه المواد داخل كتلته فإذا اختلف ترتيب هذه المواد كما يحدث عند التحليل الكيميائى للبروتوبلازم أو عند طحن الخلايا وعند معاملتها بمادة ضارة فان البروتوبلازم يفقد ظاهرة الحياة:



## الطبيعة الغروية للبروتوبلازم :

تعزى الى الطبيعة الغروية للبروتوبلازم كثيرا من الخواص البروتوبلازم الطبيعية وأهمها:

(١) الحركة البراونية ويمكن باستعمال المجهر الدقيق أن نشاهد فى البروتوبلازم دقائق مضينة معه فى حركة مستمرة غير منتظمة.

(٢) للبروتوبلازم القدرة على التحول العكسى من الحالة السائلة Sol الى الحالة المتصلبة Gel ويحدث ذلك نتيجة للتغيرات فى تركيز أيون الايدروجين ودرجة الحرارة وغيرها من العوامل فمثلا فى درجات الحرارة المنخفضة ( صفر °م ) يميل البروتوبلازم الى الحالة المتصلبة وفى درجات الحرارة المرتفعة نوعا يميل الى الحالة السائلة فإذا إرتفعت درجة الحرارة الى ٥٠ °م فان جزيئات البروتين المكونة للبروتوبلازم تتجمع تجمعا غير قابل للانعكاس يودى ذلك الى موت الخلايا وفى البذور يتحول البروتوبلازم الغروى المتماسك الى محلول غروى سائل نتيجة لتشرب نسبة كبيرة من الماء أثناء عملية الانبات.

(٣) تعزى لظاهرة التجمع السطحى كثيرا من مظاهر النشاط الحيوى للبروتوبلازم إذ توجد كثير من محتويات البروتوبلازم كالألاح والأصباغ فى حالة تجمع سطحى على بروتينات البروتوبلازم ولهذه الخاصة دور كبير فى انتقال الذائبات من الخلية.

(٤) يحمل البروتوبلازم شحنة كهربية ويتوقف نوعها على قيمة الرقم الأيدروجينى للبروتوبلازم فهى موجبة اذا كان الرقم الأيدروجينى فى الجانب الحامضى لنقطة التعادل الكهربى للبروتين وسالبة اذا كان الرقم فى الجانب القلوى لهذه النقطة ويمكن تعريف نقطة التعادل الكهربى Isoelectric point بأنها النقطة أو الرقم الأيدروجينى التى يحدث عندها تعادل الشحنات. ويعتبر وجود هذه الشحنة عاملا

هاما في احتفاظ البرتوبلازم بصفة الغروية ويمكن معادلة هذه الشحنات بإضافة أيونات ونتيجة لذلك يفقد البرتوبلازم صفته الغروية ونشاطه الحيوى.

أغشية الخلية Cell membranes :

### ١- الجدار الخلوى:

يظهر وسط الخلية المرستيمية بعد أن تنقسم النواة غشاء رقيق يفرزه البروتوبلازم ويسمى بالصفحة الوسطى ويتكون من مركبات بكتينية تكون عادة على صورة بكتات الكالسيوم وبعد ذلك يستمر السيتوبلازم فى ترسيب مادة السيلوز على الصفحة الوسطى ويسمى الجدار عندئذ بالجدار الابتدائى، فإذا أخذت الخلية فى النمو تزايد سمك هذا الجدار بما يترسب عليه من مادة السيلوز أو من مواد أخرى كاللجنين والكيوتين والسيوبرين - أما فى حالة نقية أو مختلفة ويعرف الجدار فى هذه الحالة بالجدار الثانوى. ومن بين المركبات الأخرى التى قد تدخل فى تكوين الجدار الخلوى بعض المواد الصمغية والدهنية والبروتينات والتانينات والمواد الملونة وكذلك بعض الأملاح غير العضوية.

وفى كثير من الأحوال يكون تغليظ الجدار الخلوى غير منتظم فتوجد بين المناطق المغلظة مواضع يحتفظ فيها الجدار برقته تسمى النقر Pits وهى التى يسهل خلالها تبادل المواد من خلية إلى أخرى.

وبالرغم من أن الجدار الخلوى يبدو فاصلا بين برتوبلازم الخلايا المتجاورة الا أن هناك روابط بلازمية Plasmodesmata عبارة عن خيوط تصل ما بين السيتوبلازم المحيطى فى الخلايا المتجاورة مخترقة الجذر الخلوية ومارة خلال أغشية النقر فتعمل بذلك على اتصال المادة الحية فى الخلايا المتجاورة وذلك له أهمية كبيرة من حيث تنسيق الأعمال التى تؤدىها الأجزاء المختلفة من الجسم الحى.

## ٢ - الأغشية البلازمية:

يطن الجدار الخلوى غشاء رقيق يتكون من مادة السيٲوبلازم الحية ولذلك تختلف صفاته عن صفات الجدار الخلوى فبينما يسمح الأخير بمرور أغلب المواد الموجودة خارجه فان الغشاء البلازمى يسمح لبعض هذه المواد بالمرور خلاله الى داخل الخلية ولايسمح للبعض الآخر وحين تصل الخلية الى مرحلة البلوغ يكون قد تكون فيها غشاء بلازمى آخر يغلف الفجوة العصارية حتى لا يختلط البروتوبلازم بالعصير الخلوى ويطلق على الغشاء البلازمى الخارجى اکتوبلاست Ectoplast وعلى الغشاء البلازمى الداخلى تونوبلاست Tonoplast وتتاثر هذه الأغشية بنفس العوامل التى تؤثر على حيوية السيٲوبلازم كالحرارة والرقم الأيروجينى والمواد المخدرة والسامة والذائبات الالىكترولىتية. والأغشية البلازمية رقيقة جدا لا يمكن رؤيتها بالمجهر ولكن هناك دلائل كثيرة على وجودها منها مايلى:

(١) الخلايا التناسلية العارية للفطريات والطحالب تسبح فى الماء ولايضيع كيانها وهذا لايتأتى الا إذا كان البروتوبلاست محاطا بغشاء يفصله عن الماء.

(٢) لاحظ Chambers عام ١٩٤٤ عند حقن الخلايا النباتية بمحلول صبغ من الأصباغ انتشار الصبغ خلال البروتوبلازم وعدم نفاذه خارج الخلية.

(٣) تمكن سفريز Seifriz عام ١٩١٩ من اخراج الفجوة العصارية من خلايا بشرة البصل والابقاء عليها محاطة بغشاء التونوبلاست.

ويتكون الغشائان البلازميان نتيجة للتجمع السطحى للبروتينات وأشباه الدهنيات وغيرها من مركبات المادة البروتوبلازمية والأطوار المتصلة بها ( الماء الجدارى والعصير الخلوى ) التى من شأنها أن تخفض التوتر البينى عند سطحى الانفصال الخارجى والداخلى أى أن تلك الأغشية ليست متجانسة التركيب بل تتألف من مواد متباينة متماسكة تشبه فى تماسكها ونظام تراصها مايسمى بالزليكو.

ومن الواضح أن هذه الأغشية ليست ذات تركيب ثابت بل يتغير تركيبها بتغير تركيب البروتوبلازم نفسه أو الأطوار المتصلة به. وحيث أن تركيب المحاليل العصارية يختلف عادة عن تركيب المحاليل المبللة للجدار الخلوي والمتصلة اتصالاً مباشراً بالسيتوبلازم، فمن المتوقع إذن أن يغير الغشاء البلازمي الخارجى من حيث تركيبه وخواصه الغشاء البلازمي الداخلى ويؤيد ذلك ما وجدته أوسترهاوت Osterhout من أن أيونات الماغنسيوم  $Mg^{++}$  غير موجودة إطلاقاً بالعصارة الخلوية للطحلب البحرى فالونيا *Valonia* واستدل من ذلك على عدم نفاذية الغشاء البلازمي الداخلى لأيونات الماغنسيوم. أما الغشاء البلازمي الخارجى فلا بد أن يكون منفذاً لهذه الأيونات والا ما كان يتم تكوين الكلورفيل التى يدخل عنصر الماغنسيوم فى تركيبه.



(الشكل ٧) يوضح تركيب الغشاء البلازمي

#### الفجوة العصارية Cell Vacuole :

فى الخلايا الانشائية تبدو كتلة السيتوبلازم متجانسة وخالية من الفجوات وعندما تنمو هذه الخلايا يبدأ ظهور فجوات صغيرة داخل السيتوبلازم ممثلة بمحلول مائى لاثبت هذه الفجوات أن تتجمع فجوة مركزية تشغل معظم حيز الخلية وعندئذ ينحصر السيتوبلازم فى طبقة رقيقة تبطن الجدار من الداخل.



ويوجد العصير الخلوي داخل الفجوة العصارية وتختلف محتويات هذا العصير من خلية لأخرى ومن بين المواد التي يحتويها العصير الخلوي أملاح معدنية كربوهيدراتية وأحماض عضوية وبروتينات ومركبات نيتروجينية أخرى ودهنيات وإنزيمات ومواد مخاطية وبكتينية وأصبغ وبعض البلورات .



مراجع مختارة :

- 1- Alberts, B.; Johnson, A.; Lewis, J., Raff, M.; Roberts, K. and Walter, P.(2002) : Molecular Biology of the cell , 4<sup>th</sup> ed. Garland, New York .
- 2- Buchanan, B.B.; Gruissem, W., and Jones, R.L. (2000) : Biochemistry and Molecular Biology of plants . Amer. Soc. Plant Physiologists, Rockville, MD .
- 3- Ding, B.; Turgeon, R. and Parthasarathy, M. V. (1992) : Substructure of freeze substituted plasmodesmata . Protoplasma 169 : 28-41.
- 4- Driouich, A.; Levy, S.; Stachelin, L. A. and Faye, L. (1994) : Structural and functional organization of the Golgi apparatus in plant cells . Plant Physiol. Biochem. 32:731-749.
- 5- Faye, L.; Fitchette-Lainé, A.C.; Gomord, V.; Chekkafi, A.; Delaunay, A. M and Driouich, A. (1992) : Detection, biosynthesis and some functions of glycans N-linked to plant secreted proteins . In posttranslational Modifications in Plants (SEB Seminar Series, no. 53), N. H. Battey, H. G. Dickinson, and A. M. heatherington, eds., Cambridge University Press, Cambridge, pp.213-242.
- 6- Frederick, S., E., Mangan, M. E., Carey, J. B. and Gruber, P. J. (1992) : Intermediate filament antigens of 60 and 65 kDa in the nuclear matrix of plants ;Their detection and localization . Exp. Cell Res. 199 : 213-222 .
- 7- Gunning, B. E. S. and Steer, M. W.(1996) : Structure and function of plant cells . Plant Cell Biology . Jonnes and Bartlett, Boston .
- 8- Harwood, J. L. (1997): Plant lipid metabolism . In Plant Biochemistry, P. M. Dey and J. B. Harborne , eds., Academic Press, San Diego, CA, pp. 237-272.

- 9- Lucas, W. J. and Wolf, S. (1993) : The intercellular organelles of green plants . Plasmodesmata ; Trends Cell Biol. 3 : 308-315 .
- 10- O'Brien, T. P. and McCully, M. E. (1996) : A Pictorial and Physiological Approach . Plant Structure and Development . Macmillan, New York .
- 11- Radford, J. and White, R. G. (1996) : Preliminary localization of myosin to Plasmodesmata . Third International Workshop on Basic and Applied Research in Plasmodesmal Biology, Zichron-Takov, Israel, March 10-16, 1996, pp. 37-38.
- 12- Renaudin, J. P.; Doonan, J. H.; Freeman, D.; Hashimoto, J.; Hirt, H.; Inze, D.; Jacobs, T.; Kouchi, H.; Rouze, P. and Sauter, M. (1996) Plant cyclins : A unified nomenclature for plant A-, B- and D-type cyclins based on sequence organization . Plant Mol. Biol. 32:1003-1018 .
- 13- Robards, A. W. and Lucas, W. J. (1990) Plasmodesmata. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41: 369-420 .
- 14- Tilney, L. G.; Cooke, T. J.; Connelly, P. S. and Tilney, M. S. (1991) : The structure of Plasmodesmata as revealed by plasmolysis , detergent extraction, and protease digestion . J. Cell Biol. 112: 739-748 .
- 15- White, R. G.; Badelt, K.; Overall, R. L. and Vesik, M. (1994): Actin associated with Plasmodesmata . Protoplasma 180 : 169-184 .
- 16- Yang, c.; Min, G. W.; Tong X. J.; Luo, Z.; Liu, Z.F. and Zhai, Z. H. (1995) : The assembly of keratins from higher plant cell . Protoplasma 180: 128-132 .

الفصل الثالث  
الخاصة الازموزية  
*Osmosis*



## مقدمة :

الانتشار هو حركة جزيئات المادة بفعل طاقتها الحركية محاولة أن تتوزع توزيعاً منتظماً في الحيز الذي تشغله . فمثلاً إذا كان لدينا محلول يحتوى على ١٠% من وزنه سكر قصب، ٩٠% من وزنه ماء ووضعناه في إناء ثم صببنا فوقه بعناية طبقة من الماء النقي فإنه - تبعاً لقوانين الانتشار - ينتشر جزيئات السكرين المحلول المركز إلى الماء النقي.

إذا فصلت طبقتنا السائلين بغشاء فإن ما يحدث يتوقف على نوع الغشاء ويمكن تقسيم الأغشية إلى:

(١) غشاء منفذ Permeable membrane وهو ما يسمح لجزيئات المذيب والمذاب بالمرور خلال مسامه.

(٢) غشاء غير منفذ Impermeable وهو ما لا يسمح لجزيئات المادة بالمرور ككوح من الزجاج مثلاً.

(٣) غشاء شبه منفذ Semipermeable إذا سمح لجزيئات المذيب ولم يسمح لجزيئات الذائب بالنفاذ .

فإذا كان هناك غشاء منفذ يفصل بين المحلول السكرى والماء النقي فإن جزيئات الماء تنفذ خلال الغشاء من طبقة الماء النقي إلى المحلول السكرى فإذا كان هناك ما يقاوم تلك الزيادة في الحجم فإنه ينشأ عن ذلك ضغط على الجدار يسمى بالضغط الأزموزى Osmotic pressure. أما إنتشار الماء خلال الغشاء فيطلق عليه اسم الخاصة الأزموزية أو الانتشار الغشائى Osmosis.

فإذا سدنا فوهة الغشاء شبه المنفذ بسدادة محكمة تنفذ خلالها أنبوبة زجاجية فإن الماء ينفذ داخل الغشاء بالخاصة الأزموزية ويسبب ارتفاع السائل في الأنبوبة

الزجاجية حتى يصل الى نقطة يظل ثابتا عندها بضعة أيام وعندئذ يكون ضغط عمود السائل مساويا للضغط الأزموزي لمحلول السكر.

ويمكن موازنة الضغط الأزموزي بضغط آخر يعمل في الاتجاه المضاد فإذا وضع ثقل مناسب فوق المحلول الأصلي فإن دخول الماء بالخاصة الأزموزية يتوقف ويمكن تعريف الضغط الأزموزي لأى محلول بأنه أقصى ضغط يمكن أن ينشأ فيه عند فصله عن المذيب النقي بغشاء شبه منفذ تام وهو معادل الضغط اللازم تسليطه على المحلول لمنع زيادة حجمه نتيجة لانتقال الماء اليه.

وجدير بالذكر أنه عندما يفصل غشاء شبه منفذ بين محلولين مختلفي التركيز من سكر القصب مثلا فإن الماء ينفذ خلال هذا الغشاء من المحلول الأقل تركيزا الى المحلول الأكثر تركيزا حتى يتساوى تركيز المحلولين على جانبي الغشاء وحينما يشار الى حركة المذيب عند دراسة الخاصة الأزموزية فإنه يقصد بذلك محصلة الحركة إذ أن جزيئات السائل تتحرك عبر الغشاء وفي كلا الاتجاهين دائما الا أنه في كل وحدة زمنية يمر عدد من الجزيئات في أحد الاتجاهين أكبر مما يمر في الاتجاه الآخر وتكون محصلة الحركة دائما من المحلول المخفف الى المحلول المركز.

ولقد أمكن قياس الضغوط الأزموزية للمحاليل بوضعها في وعاء خزفي رسب -  
Copper ferrocyanide في مسامه غشاء شبه منفذ من حديد وسيانور النحاس  
ويرضع خارج الوعاء المذيب النقي ويقاس الضغط بواسطة المانومتر المتصل بالوعاء  
ولقد وجد أن الضغط الأزموزي لمحلول ما يتناسب تناسباً طردياً مع تركيزه.

ولقد استخدمت طرق كثيرة غير الطريقة السابقة لتقدير الضغط الأزموزي  
لمحلول ما منها تقدير الارتفاع في درجة غليان المحلول أو الانخفاض في درجة تجمده  
عن المذيب ثم يحسب الضغط الأزموزي من معادلات خاصة.



(الشكل ٨) يوضح الخاصية الأزموزية وكيفية تقدير الضغط الأزموزي

علاقة الخلية النباتية بالخاصة الأزموزية :

البلمزة Plasmolysis :

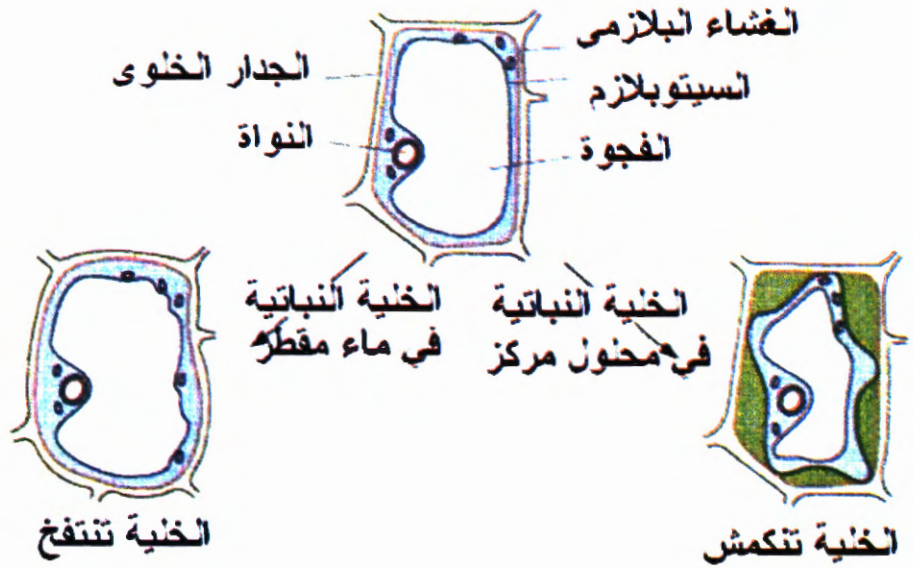
إذا وضعت خلية منفردة ذات فجوة في محلول زائد التركيز Hypertonic أى ضغطه الأزموزي أعلى من الضغط الأزموزي للعصير الخلوي فإن الماء ينتقل من داخل الخلية إلى خارجها وينتج عن ذلك نقص في حجم العصير الخلوي يتبعه انكماش في حجم الخلية وارتخاء في الجدار الخلوي وإذا استمر فقد الخلية للماء تقلص البروتوبلازم بعيدا عن الجدار الخلوي وبدا ككتلة متكورة في فراغ الخلية ويقال أنها متبلمزة وتسمى الظاهرة بالبلمزة وعند نهاية البلمزة يكون الضغط الأزموزي للعصير

الخلوى مسايًا للضغط الازموزى للمحلول الخارجى . إذا بقيت الخلية على حالتها السابقة مدة طويلة فإنها تفقد قدرتها على العودة الى حالتها الطبيعية عند وضعها فى ماء نقى أما اذا أسرعنا فى نقل الخلية المتبلزمة الى ماء أو محلول ناقص التركيز Hypotonic أى ضغطه الازموزى أقل من الضغط الازموزى للعصير الخلوى فان الخلية تستعيد امتلائها وهذا مايعرف بتعادل البلزمة Deplasmolysis .

وهناك نوعان من البلزمة بلزمة مؤقتة Temporary plasmolysis وبلزمة مستديمة Permanent plasmolysis فمعروف أن المحاليل زائدة التركيز لبعض الذائبات كسكر القصب تسبب للخلية بلزمة مستديمة على حين تسبب محاليل مماثلة كالجليسرين واليوريا بلزمة مؤقتة تتخلص منها الخلية بعد فترة وجيزة وهى مازالت فى المحلول المسبب للبلزمة .

وسبب ذلك أن جزيئات الماء تنفذ خلال الأغشية البلازمية بمعدل أكبر من نفاذية جزيئات أى مادة ذائبة فيه ، كذلك تنفذ جزيئات هذه المواد خلالها بدرجات متفاوتة فعند وضع الخلية فى محلول الجليسرين مثلاً يخرج الماء من الخلية بدرجة أسرع من دخول جزيئات الجليسرين الى فجوتها ويترتب على ذلك حدوث بلزمة مؤقتة يعقبها تساوى تركيز المادة فى الداخل والخارج نتيجة دخول جزيئاتها الى الفجوة وعلى ذلك تستعيد الخلية حالتها الطبيعية أما عند وضع الخلية فى محلول السكر فإن الماء يخرج منها وتحدث البلزمة إلا أنه نظراً لبطء انتشار جزيئات السكر خلال الغشاء البلازمى فان البلزمة تستمر مدة طويلة .





(الشكل ٩) يوضح كيفية حدوث البلازمة بالخلية النباتية

### الخلية النباتية كجهاز أزموزي :

تعتبر الخلية النباتية البالغة كجهاز أزموزي إذ أن فجوتها العصارية الكبيرة ممتلئة بمحلول مائي لكثير من المواد الذائبة وتحيط بالفجوة العصارية طبقة رقيقة من السيتوبلازم يحدها من الداخل والخارج غشاءان بلازميان يعملان بالإضافة الى مابينهما من سيتوبلازم كغشاء ذي درجة عالية من النفاذية التفاضلية أما الجدار الخلوي فيعمل غالبا كغشاء منقذ .

فإذا غمست خلية نباتية في محلول سوى التركيز Isotonic solution أى له نفس تركيز العصير الخلوي تنشأ حالة من الاتزان الديناميكي وتكون محصلة الحركة المائية مساوية صفرا .

أما إذا وضعت الخلية في ماء نقي فإن الماء ينفذ خلال أغشيتها إلى فجوة الخلية وينتج عن هذا الامتصاص الأزموزي نقص في تركيز العصير الخلوي وزيادة في حجمه تسبب تمدد الطبقة البروتوبلازمية التي تضغط بدورها على الجدار الخلوي المرن ويقال أنها في حالة انتفاخ أو امتلاء ، كما يقال للضغط الذي تبديه محتويات الخلية على الجدار الخلوي وتعارض به دخول الماء إليها ضغط الامتلاء Turgor pressure وهذا الضغط يساوي دائما في القيمة ولكنه يضاد في الاتجاه ضغط الجدار Wall pressure الذي يعارض زيادة الخلية في الحجم . فإذا رمزنا للضغط الأزموزي للعصير الخلوي بالحرف (ض) ولضغط الامتلاء بالحرف (م) فإن القوة التي يدخل بها الماء إلى فجوة الخلية تعادل ض - م ويطلق عليها قوة الامتصاص الأزموزية Osmotic suction force فإذا رمزنا لها بالحرف ص تكون ص = ض - م .

هذا إذا كان الوسط الخارجي ماء نقياً أما إذا كان المحلول الخارجي له ضغط أزموزي معين ض<sub>1</sub> فإن هذا من شأنه أن يقاوم دخول الماء إلى الخلية أي يعمل جنباً إلى جنب مع ضغط الامتلاء .

$$\therefore \text{ص} = \text{ض} - \text{ض}_1 - \text{م}$$

$$= \text{ض} - (\text{ض}_1 + \text{م})$$

فإذا كانت ص للخلية موجبة استمر دخول الماء إلى فجوتها وكلما دخلت كمية من الماء يزداد توتر الجدار الخلوي ويزداد ضغط الامتلاء وحين تصل مرونة الجدار الخلوي إلى نهايتها القصوى يقف تبادل الماء وتصبح الخلية في حالة اتزان ويقال أنها تامة الامتلاء .

وحيث أن ص عند الامتلاء التام تساوي صفراً

$$\therefore \text{ض} = \text{ض}_1 + \text{م}$$

وإذا كان الوسط الخارجي ماء نقياً أي ض<sub>1</sub> = صفراً

فان ص = م أو ض - م = صفرا

أى أنه فى حالة الاتزان تكون قوة الضغط الأزموزى للعصير الخلوى التى تدفع الماء الى داخل الخلية متعادلة مع ضغط الامتلاء الذى يعارض دخول الماء اليها .

حركة الماء بين الخلايا : مما سبق يتضح أن دخول الماء الى الخلية يتوقف على قوة الامتصاص الأزموزية لاعلى الضغط الأزموزى لعصارتها فقد يحدث تحت ظروف معينة أن يمر الماء من خلية ذات ضغط أزموزى عال الى أخرى ملاصقة لها ذات ضغط أزموزى منخفض .

ب	أ
ض = ١٠	ض = ١٢
م = ٢	م = ٦
ص = ٨	ص = ٦

←

إتجاه مرور الماء

وذلك عندما يكون ضغط الامتلاء للخلية الاولى أكبر منه للخلية الثانية ومن الشكل يتبين أنه على الرغم من أن الضغط الأزموزى للخلية أ أعلى من الضغط الأزموزى للخلية ب فإن الماء ينتقل من أ الى ب لأن قوة الامتصاص الأزموزية للخلية ب أعلى منها للأولى أ

أ : ص : ١٢ - ٦ = ٦ ضغطا جويا

ب : ص : ١٠ - ٢ = ٨ ضغطا جويا

ويستمر الماء في حركته المحصلة من أ إلى ب حتى تتساوى قوة الامتصاص الأزموزية لكل من الخليتين .

### العوامل التي تؤثر على الضغط الأزموزي للعصير الخلوي :

(١) البيئة التي ينمو فيها النبات : يتغير الضغط الأزموزي للخلية بتغير تركيز الوسط الخارجى الذى يعيش فيه النبات ، ويكون التغير غالبا فى نفس الاتجاه زيادة أو نقصا ولكن ليس بدرجة واحدة . فقد وجد أن زيادة الأملاح فى التربة ترفع الضغط الأزموزي للنباتات التى تعيش فيها . وتعزى هذه الزيادة فى الضغط الأزموزي للخلايا الى زيادة امتصاص الأملاح وتراكمها من جهة والى تحليل المواد العضوية المدخرة فى خلايا الجذر من جهة أخرى .

ويختلف الضغط الأزموزي لنباتات البيئات المختلفة، فالضغط الأزموزي فى النباتات المائية Hydrophytes أقل منه فى النباتات الوسطية Mesophytes وهذه أقل منها فى النباتات الجفافية Xerophytes والضغط الأزموزي للنباتات الملحية عال نسبيا وذلك لأنها تعيش على تربة عنية بالأملاح الذائبة وتمتص منها كمية كبيرة نسبيا .

(٢) نوع النبات: تختلف قيمة الضغط الأزموزي فى النباتات المختلفة التى تعيش فى بيئه واحدة وتكون هذه القيمة مرتفعة فى الأشجار والشجيرات عنها فى الأعشاب والحوليات .

(٣) عمر الخلية ومكانها فى النبات: يقل الضغط الأزموزي للخلايا مع تقدمها فى العمر ففي الأوراق الحديثة تكون قيمته أعلى منها فى الأوراق المسنة على نفس سبت . ولوحظ كذلك أن الضغط الأزموزي ينخفض كلما اقترب مكان الخلايا فى النبات من مصدر الماء فتقل قيمة الضغط الأزموزي فى الاتجاه من الأوراق الى الجذر .

٤) ساعة تحديد قيمة الضغط الأزموزي: تتغير قيمة الضغط الأزموزي لخلايا النسيج الواحد خلال نفس اليوم ففي الأوراق مثلا يكون الضغط الأزموزي منخفضا في الصباح الباكر ثم يرتفع خلال اليوم ويصل أعلى قيمة له في الساعات الأولى بعد الظهر ثم ينخفض بعد ذلك تدريجيا حتى الصباح التالي وهكذا . وقد يرجع السبب في إرتفاع الضغط الأزموزي لخلايا أوراق النبات أثناء فترة الظهيرة الى نشاط عملية التمثيل الضوئي والى نقص المحتوى المائي للخلايا نتيجة لارتفاع سرعة النتح في هذه الفترة من اليوم .

### دور الأزموزية في حياة النبات :

١) إن إمتصاص الماء من التربة بواسطة الشعيرات الجذرية وانتقاله خلال خلايا النبات الحية ليس الا عملية أزموزية .

٢) تعمل الخاصة الأزموزية على بقاء الخلايا النباتية في حالة امتلاء . والخلية الممتلئة تكسب النبات صلابة ، وخاصة في الأجزاء التي لا تتكون فيها الأنسجة الدعامية كمناطق النمو في الساق والجذر وتساعد هذه الصلابة الجذر على إختراق التربة والساق على الاحتفاظ بقوامه . وليس هذا فحسب بل إن الخلايا الممتلئة هي وحدها التي تستطيع أن تنمو وتنقسم وتقوم بسائر عمليات التحول الغذائي .

٣) تعمل الخاصة الأزموزية على توزيع الماء في جسم النبات ، فإذا قل المحتوى المائي في نسيج ما فإنه نظرا لارتفاع ضغطه الأزموزي يسحب الماء من نسيج آخر مجاور له يكون ضغطه الأزموزي منخفضا .

٤) تزيد التركيزات الأزموزية العالية مقاومة النبات لدرجات الحرارة المنخفضة والجفاف إذ أن زيادة تركيز الخلو من شأنه أن يخفض درجة الحرارة تجمده ويقلل من فقد النبات للماء .

٥) ترتبط عملية إنفتاح الثغور وإنغلاقها بتغير الضغط الأزمورى فى الخلايا الحارسة فإرتفاع هذا الضغط يصاحبه إنفتاح الثغور ، أما انخفاضه فيسبب إنغلاقها.

مراجع مختارة :

- 1- Bewley, J.D. (1979) : Physiological aspects of deicaction. tolerance. Ann. Rev. Plant Physiol. 30: 195- 238
- 2- Brown, R.W. and B.P. Van Haversen , eds. (1971): Psychrometer in water relations research. Proceedings of Symposium on Thermocouple Psychrometer. Agric. Exp. Sta., Utah State Universty.
- 3- Crafts, A.S., Currier, H.B. and Stocking, C.R. (1949): Water in the Physiology of Plants. Chronica Botanica, Waltham, Mass, U . S. A.
- 4- Fischer, R .A. and Turner, N. C.(1978): Plant productivity in the arid and semiarid zones. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 277- 317.
- 5- Kozlowski, T.T., ( 1968- 1978): Water deficit and Plant Growth. Vol. 1-5. New York : Academic Press.
- 6- Meidner, H. and Sheriff (1976) : Wate and plant. New York: Wiley.
- 7- Slatyer, R.O.( 1967): Plant-Water Relationship. New York: Academic Press.
- 8- Steward, F.C. (ed.) (1959): Plant physiology, A Treatise, VII Plants in Relation to Water and Solutes, Academic Press, New York and London.
- 9- Sutcliffe, J. ( 1968): Plants and Water, The Institute of Biology's Studies in Biology No. 14. Edward Arnold ( Publishers) Ltd.
- 10- Weatherley, P.E. (1970): Some aspect of water relations. In R.D. Preston, ed., Advances in Biotanical Research. New York: Academic Press.





# الفصل الرابع

## علاقة النبات بالماء

*Plant Water Relations*



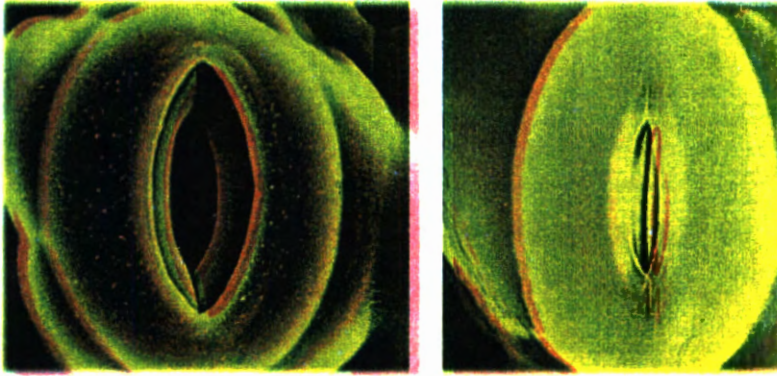
## مقدمة :

يقول الله عز وجل (وجعلنا من الماء كل شيء حي) صدق الله العظيم

من المعروف أن بخر الماء الى الهواء الخارجي يتم في وجود الطاقة الشمسية ولتي تزيد من قابلية الهواء على حمل المزيد من جزيئات الماء ويحصل الهواء على جزيئات الماء من أي سطح رطب يكون فيه جهد الماء (طاقة الماء الحر) أعلى من الجهد المائي للهواء والأوراق النباتية إحدى هذه السطوح الرطبة الغضة التي يمكن أن تم الهواء بجزيئات الماء . نتيجة لفقد الأوراق للماء لابد من وجود عملية إمداد للنبات بالماء من التربة لتعويض الفقد وهو ما يعرف بعملية الامتصاص .فعملية الامتصاص إذن عملية دخول الماء للنبات مع ما يحتويه من أملاح وأيونات ذائبة من خلال الجذور وق يتم امتصاص الماء عن طريق المجموع الخضري ولكن الكميات الممتصة من الماء عن طريقة الأوراق عادة ما تكون قليلة .

## امتصاص الماء وعلاقته بالنتح:

يفقد الماء من الأوراق خلال الثغور التي تفتح لتسمح بدخول ثاني أكسيد الكربون وهو المادة الضرورية لعملية البناء الضوئي لذلك يمكن اعتبار النتح عملية ثانوية و ضرورية لابد أن يدفعها النبات لقاء تسهيلات المرور التي تعطيها الأوراق لمرور ثاني أكسيد الكربون نتيجة الفقد المستمر للماء كان لابد للنبات تعويض هذه الكمية بالامتصاص و إلا هلكت الأوراق و هلك النبات .



( الشكل ١٠ ) يوضح الجهاز الثغرى وعملية فتح وغلق الثغور

يفقد الماء من أعلى النبات فيزداد تركيز المواد في خلايا الأوراق فيقل الجهد المائي فيها مما يزيد من سحبها للماء من الخلايا المجاورة وينتقل هذا التأثير إلى خشب الأوراق ثم إلى خشب الساق و الجذور ومن الجذر إلى جزيئات التربة المحيطة بها فيتحرك الماء من التربة إلى الأوراق كخيوط قوى يتحرك حين يسحب أحد طرفيه . وعمليتي النتح و الامتصاص متلازمتان على الدوام عندما يزيد النتح عن الامتصاص يقل محتوى خلايا النبات من الماء فيقل الضغط في داخلها فيذبل النبات و يحدث هذا عادة أثناء ساعات النهار التي ترتفع فيه درجات الحرارة و تقل الرطوبة النسبية فيكون النتح في أقصاه والجهد المائي للخلايا الورقية في أدنى مستواه . لذلك لابد من أخذ فكرة عن النتح و العوامل المؤثرة عليه .

### أنواع النتح:

النتح هو فقد الماء على هيئة بخار ماء من أسطحه المعرضة للجو خاصة الأوراق فإذا فقد الماء عن طريق ثقب ميكروسكوبية تسمى بالثغور stomata سمي بالنتح الثغري . اما اذا فقد الماء على صورة بخار الماء من خلال العديسات

lenticles الموجودة في الأنسجة الفلينية التي تغطي أسطح السيقان و الأفرع سمي بالنتح العديسي أما فقد من أسطح الأوراق و السيقان العشبية خلال طبقة الأدمة يسمى بالنتح الأدمي.

لما كان النتح ضروريا للنبات و كان من الضروري أيضا أن يقي النبات نفسه من أخطار الذبول المترتب علي شدة النتح تعين أن يوجد جهاز خاص علي السطوح لورقية لتنظيم حركة فقد الماء من النبات بحيث لا يفقد النبات الماء إلا بالقدر المناسب . هذا الجهاز هو مجموعة الثغور المبعثرة علي سطح الأوراق .

لنتح فوائد عديدة نجلها في النقاط التالية:

١٠ يقي النبات من أخطار الحر الشديد لأن تبخر الماء من أنسجة الورقة يقتضي استنفاد مقدار من الحرارة تعرف بحرارة التبخير و التي تستمدّها من الأوراق فتبرد.

٢٠ ينتج من النتح قوة سالبة هي العامل المهم في إمداد النبات بالماء.

٣٠ يساهم النتح في زيادة معدل امتصاص النبات للذائبات من التربة.

**ميكانيكية فتح و غلق الثغور (الحركة الثغرية) :**

يحمل سطح بشرة الورقة عدد كبير من الثغور تحاط كل منها بخليتين من خلايا البشرة متخصصتين تعرفان بالخلايا الحارسة يتحكمان في فتح و غلق الثغور و احركة الثغرية تعتمد بصفة عامة علي الاستجابة المباشرة للزيادة أو النقص للجهد الاسموزي للخلايا الحارسة و التغير في الجهد المائي الناتج من التغيرات الاسموزية بسبب تحرك الماء من أو الي الخلايا الحارسة . فعند امتلاء الخلايا الحارسة (أي يخرج منها الماء) فان الثغر يغلق . و يرجع زيادة الضغط الاسموزي للخلايا الحارسة و نظرا لاحتوائها علي البلاستيدات الخضراء الي زيادة السكريات الناتجة من عمليات التمثيل الكربوهيدراتي فقد قيس الضغط الاسموزي للخلايا الحارسة ووجد أنها ٩٠ ضغط جوي بينما تصل الي ربع هذا المقدار في خلايا البشرة المجاورة . وقد لوحظ أنه

بمجرد غلق الثغور يتراكم النشا في الخلايا الحارسة وفي نفس الوقت ينخفض ضغطها الاسموزي حتى يوازي الضغط الاسموزي لخلايا البشرة.

غير أن فتح الثغور أسرع من أن يرجع الي عملية التمثيل الضوئي وهي عملية تتطلب وقتا حتى ينتج السكر، لذلك أن يكون هناك سببا آخر مباشرا لإحداث التغير اللازم في الضغط الاسموزي للخلايا الحارسة، فهناك رأي أن زيادة الضغط الاسموزي ناتج من تحلل النشا تحليلا مائيا الي سكريات تزيد من الضغط الاسموزي للخلايا الحارسة و هذا التفاعل عكسي نتيجة عمل أنزيم starch phcsphorylase ، فعند ارتفاع الرقم الايدروجيني  $pH$  الي حوالي 7 تحدث عملية الفسفرة  $phsphorolysis$  أو التحلل الفسفوري بمساعدة الأنزيم لتكوين جلوكوز  $^{-1}$  فوسفات، وعند انخفاض الرقم الي حوالي 5 فإن النشا يتكون من جلوكوز  $^{-1}$  فوسفات بواسطة نفس الأنزيم و يفرد حمض الفوسفوريك ، فعند حلول الظلام بيلا يتراكم ثاني أكسيد الكربون الناتج من عملية التنفس و الذي يتحول الي حمض كربونيك فيؤدي الي رفع الحموضة و انخفاض رقم ال  $pH$  هذا الوسط الحامضي يلائم أن يعمل الأنزيم في اتجاهه (سكر --- نشا ) فينخفض الضغط الاسموزي في الخلايا الحارسة فتسحب الماء من الخلايا فتتكشف و تضيق فتحة الثغر و تغلق الثغور . أما في الضوء فعلي العكس حيث أن عملية التمثيل الضوئي تستهلك ثاني أكسيد الكربون الناتج من التنفس وبذلك تقل الحموضة و يرتفع رقم ال  $pH$  في العصير الخلوي للخلايا الحارسة وهذا الوسط القريب للتعادل يلائم عمل الأنزيم في اتجاه (نشا --- سكر) فيؤدي الي رفع الضغط الاسموزي للخلايا الحارسة و بالتالي تمتص الماء من الخلايا المجاورة فتفتتح الخلايا الحارسة و يفتح الثغر . و هناك رأي آخر للعالم Scarth وضعه لتفسير سرعة الثغور عند تعرضها للضوء و الذي أنكر علي الأبريم سرعة فتح الثغر لار العمل الأيزيمي يحتاج الي وقت أطول من فتح الثغر عند تعرضه للضوء ، فقد أشار الي أن الضوء يسبب نقص تركيز الايدورجين في عصارة الخلايا الحارسة و هذا يزيد من قوة التشرب للمكونات الغروية للخلايا الحارسة فتمتص الماء من الخلايا المجاورة ، وعليه فانتقال الماء في هذه الحالة ما هو الا نتيجة لقوة التشرب و ليس لقوة الامتصاص الأسموزية .

## العوامل المؤثرة على الحركة الثغرية :

### ١- الضوء :

يؤثر الضوء على فتح وغلق الثغور بالميكانيكية السابق ذكرها.

### ٢- البوتاسيوم :

وجود البوتاسيوم بالخلايا الحارسة يؤدي لانحلال النشا الى سكريات بسيطة  
زيادة التركيز الاسموزي في الخلايا الحارسة مما يؤدي لانتقال الماء الى داخل  
لخلايا الحارسة وبالتالي يزيد من ضغط الامتلاء فيفتح الثغر.

### ٣- تركيز ثاني أكسيد الكربون :

عند زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون في المسافات البينية لأنسجة الورقة عن  
تركيز في الجو الخارجي يؤدي لغلق الثغور وعند التعرض للضوء يستهلك ثاني  
أكسيد الكربون في عملية التمثيل الضوئي فيقل تركيز ثاني أكسيد الكربون ويفتح الثغر.

### ٤- درجة الحرارة :

عند درجة حرارة من  $0^{\circ}\text{C}$  -  $30^{\circ}\text{C}$  م يزداد فتح الثغر وعند درجة حرارة أقل من  
 $0^{\circ}\text{C}$  أو أكثر من  $30^{\circ}\text{C}$  م يؤدي ذلك إلى غلق الثغور وذلك في معظم النباتات ويرجع  
غلق الثغور إلى زيادة معدل التنفس عند هذه الدرجات من الحرارة فيزداد تركيز ثاني  
أكسيد الكربون فيغلق الثغر.

## ٥ - نقص الماء وحامض الأبسيسيك :

هناك بعض الحالات لا يستطيع النبات امتصاص الماء رغم الظروف الملائمة للامتصاص فيحدث بالتالي نقص الماء داخل النبات وللحفاظ على القدر الضئيل من الماء داخل النبات يتجه النبات الى تكوين هرمون حمض الأبسيسيك ABA وينقل هذا الهرمون إلى الأوراق ويؤدي ذلك لتنشيط علق الثغور.

## العوامل المؤثرة على معدل عملية النتج:

### (أ) العوامل النباتية :

١- نسبة المجموع الجذري إلى المجموع الخضري: عندما يزداد المجموع الجذري عن المجموع الخضري للنبات ووجود الظروف الملائمة للامتصاص والنتج تكون كمية الماء الممتص أكبر من كمية الماء المفقود بالنتج وبالتالي ينمو النبات والعكس عندما يقل المجموع الجذري عن المجموع الخضري يحدث ذبول للنباتات

٢- مساحة الورقة : من المعلوم أن زيادة مساحة الورقة يتبعها زيادة الماء المفقود وغالبا ما تنتج النباتات الصغيرة بمعدل أكبر عن النباتات الكبيرة وذلك على أساس وحدة المساحة ولو أن النباتات الكبيرة تفقد كميات من الماء أكبر إلا أن الماء المفقود بالنسبة لوحدة المساحة يكون أكثر في النباتات الصغيرة.

٣- تركيب الورقة : يختلف عدد الثغور الموجودة وسمك طبقة الكيوتين المغطية للأوراق وسطحية وتعمق الثغور على سطح الورقة وتعريق الأوراق باختلاف الأنواع النباتية مما يؤثر على معدل النتج.



## ب) العوامل البيئية :

### ١- الرطوبة النسبية في الجو :

ارتفاع الرطوبة النسبية في الجو يترتب عليه زيادة الضغط البخاري لبخار الماء في هذا الجو ، ويؤدي ذلك بالطبع إلى تقليل البخر وبالتالي تقليل النتج .

### ٢- الرياح :

يتسبب عن حركة الهواء تقليل الرطوبة النسبية بإزالة الهواء الرطب في الجو الملامس مباشرة لسطح الأوراق وبالتالي يزداد النتج . أما عند اشتداد الرياح فإن الثغور تغلق ، وبالتالي يقل معدل النتج . وتقلل الثغور هنا بسبب فقد النبات لكميات هائلة من الماء تؤدي إلى نقص شديد في انتفاخ البشرة والخلايا الحارسة وبالتالي تقلل الثغور .

### ٣- درجة الحرارة :

يؤدي ارتفاع درجة الحرارة إلى زيادة البخر وبالتالي إلى زيادة النتج وتعتبر عملية النتج عملية تلطف من حرارة النبات لأن قدر كبير من الحرارة التي تتعرض لها أسطح الأوراق تستنفذ في تبخير كميات كبيرة من الماء في صورة نتج .

### ٤- الضوء :

تتجلى دور الضوء من خلال تأثيره على حركة فتح وغلق الثغور كما أن الضوء الشديد يزيد من درجة الحرارة وبالتالي يزيد من معدل النتج .

### ٥- تيسر ماء التربة :

كلما كان ماء التربة محددا كلما قل امتصاص الجذور للماء ويؤثر ذلك بالطبع على التوازن المائي في النبات وعلى النتج .

## امتصاص الماء :

### أ- مسار تحرك الماء خلال الجذر :

يمتص الماء بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى القريبة من منطقة الشعيرات الجذرية ثم يتحرك الماء من هذه الخلايا الى خلايا أنسجة القشرة ثم الى الاندودرمس ثم الى البريسكيل وفى النهاية الى الخشب . يتحرك الماء الى خلايا الاندودرمس خلال التدرج الاسموزى الى البريسكيل ثم الى الخلايا الموصلة للخشب . ويتصل نسيج خشب الجذر مباشرة بنسيج الخشب فى الساق ولذلك يتحرك الماء من الجذر الى الساق .

تركيب النسيج الناقل فى الساق والأوراق : عند فحص قطاع عرضي لساق خشبية يلاحظ وجود منطقتين متميزتين هما :

- القلف وهو على شكل حلقة خارجية تحيط بالساق وتتشقق أحيانا .

- الخشب ويشكل اسطوانة الى داخل القلف وقد يوجد النخاع pith الى داخل الخشب . ويوجد بين اسطوانة الخشب او القلف عدة صفوف من خلايا نشطة تسمى الكمبيوم الوعائي والذى ينقسم مكونا خلايا جديدة للخشب واللحاء ويحاط القلف من الخارج باكمبيوم الفلينى وهو نسيج مرستيمى تنقسم خلاياه ببضىء . لذلك فان الانقسامات السنوية للكمبيوم الوعائي تؤدى الى زيادة نسبة الخشب الى القلف .

- ويتكون الخشب من :

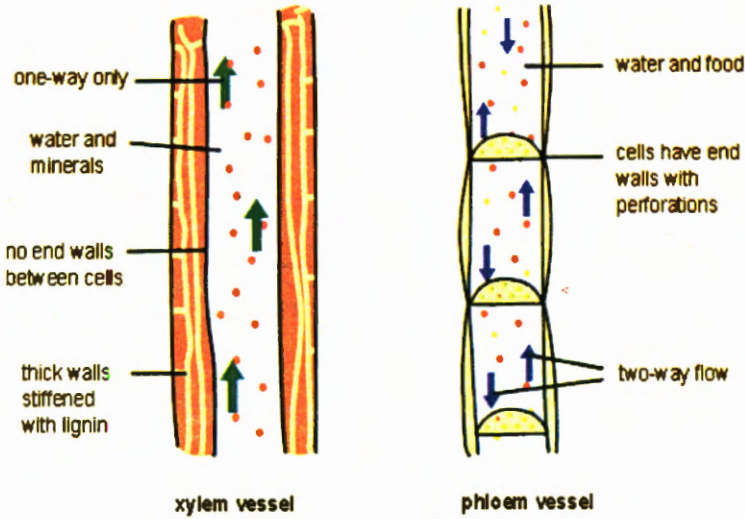
١- أوعية Vessels وهى خلايا متتابعة طوليا أسطوانية الشكل تفصل نهايتها مع بعضها البعض لتكون أنابيب طويلة نسبيا .

٢- قصيبات Tracheids وهى خلايا تميل للاستطالة ذات نهايات مدببة فتموت فيها البروتوبلازم عند النضج وتحتوى بعض القصيبات على

حالات نمو بشكل حلزوني ، حلقي مكون من السليولوز الملجن كما تحتوى جدرانها على نقر تسهل حركة الماء والمواد المذابة من قصيبة لأخرى.

كما تحتوى نسيج الخشب ايضا على أشعة وعائية تساعد على حركة الماء بصورة افقية فى الساق وبعض الخلايا البرانشيمية التى تخزن الماء والمواد الغذائية والألياف الخشبية وتعمل على دعم الأنسجة الأخرى.

أما العروق الورقية فأنها عبارة عن حزم وعائية تتصل بمثيلاتها بعنق الورقة وتتكون العروق من خشب مكون من أوعية وقصيبيات ولحاء مكونا أساسا من أنابيب منخلية ويكون الخشب القسم العلوي من العروق اى الى جهة البشرة العلوية بينما يكون اللحاء القسم السفلي.



(الشكل ١١) يوضح تركيب الوعاء الخشبى واللحاء

### ب- حركة الماء فى الساق :

يتحرك الماء الى الأعلى مع بعض المواد الذائبة من أملاح ذائبة وتركيز منخفض من السكريات والممر الرئيسى للماء هو الخشب وتختلف سرعة صعود الماء الى الأعلى باختلاف النبات، فصل النمو، والظروف البيئية المحيطة.

### ج- حركة الماء فى الأوراق :

تمثل الأوراق المرحلة النهائية لحركة الماء فى النبات. يتصل نصل كل ورقة بالساق فى عقدة الساق وفى العقدة يبرز النسيج الناقل الذى يغذى الورقة بالماء ويتوزع النسيج الناقل فى كل ورقة باختلاف النبات. ففى أوراق معظم النباتات ذوات الفلقة الواحدة تكون العروق موازية للعرق الرئيسى وتتفرع من هذه العروق فروع صغيرة ليصل الماء الى كل منطقة فى الورقة وفى نباتات ذوات الفلقتين يختلف توزيع العروق فى أوراقها فبعضها ذات عروق راحية حيث تتصل العروق الثانوية فى الورقة بالعرق

الرئيسى عند قاعدة الورقة. وفى البعض الآخر تكون العروق ريشية حيث يمتد العرق الوسطى الى حافة الورقة وتتصل بها الأفرع من الجانبين.

طرق قياس سرعة حركة الماء :

١- حقن المحاليل الملونة، المواد المشعة :

حيث يتم عمل شق فى الساق وتحقن محاليل ملونة، محاليل مواد مشعة باستعمال مكابس خاصة بضغط المحلول إلى أنابيب معدنية تفرز فى الساق. يقاس الوقت الذى استغرق المحلول للوصول الى ارتفاع معين حيث يقطع الساق الى مقاطع ويلاحظ المقطع الذى وصلت آلية الصبغة ولكن هذه الطريقة غير دقيقة فى نتائجها لان سرعة حركة الماء قد تتغير نتيجة شق الساق، فرز الأنابيب.

٢- الطريقة الحرارية:

حيث يسخن الماء فى الخشب بوضع سخان كهربائي على الساق وتقاس سرعة حركة الماء الى الأعلى بواسطة محبس حرارى يوضع على ارتفاع مناسب من السخان وهذه الطريقة لها عيوب إلا أنها ما زالت تستخدم على نطاق واسع.

آلية امتصاص الماء :

لقد بين علماء النبات أن امتصاص الماء يحدث بطريقتين رئيسيتين هما:

أ- الامتصاص النشط Active absorption: وهو أقل أهمية لمعظم النباتات ولأغلب الظروف.

ب- الامتصاص السلبي Passive absorption: ويحدث هذا الامتصاص نتيجة لتأثير قوة فيزيائية لا تحتاج لطاقة واهم هذه القوى هى النتح.

### أولاً: الامتصاص النشط :

من أهم الظواهر المألوفة في النبات (أ) ظاهرة الادماغ Guttation (ب) ظاهرة الضغط الجذري Root pressure .

الادماغ هو خروج قطرات الماء من الأوراق خلال العديسات الموجودة على حواف الأوراق نتيجة الضغط الجذري يزيد عن المقاومة التي يلاقيها الماء في حركته داخل النبات . وقد يكون هناك ضغط جذري دون حدوث ظاهرة الادماغ كما هو الحال في بعض النباتات مثل سيقان العنب في بداية الربيع ويمكن ملاحظة الضغط الجذري بقطع أحد السيقان فيستمر ينزف الماء مما يدل على أن الماء داخل السيقان واقع تحت ضغط موجب (يزيد عن الضغط الجوي).



وظاهرة الادماغ والضغط الجذري لا يمكن تفسيرهما بالامتصاص السلبي فالامتصاص السلبي يعنى سحب الماء من الأعلى ويكون ضغطه داخل الساق سلبيا نتيجة الشد الواقع عليه من الأعلى بينما تحدث السابقة الذكر نتيجة دفع الماء من الأسفل أي من قبل الجذر و يكون ضغط الماء داخل الساق موجب .

وقد وجد أن مقدار الضغط الجذري في معظم النباتات يتراوح من ٢-١ بار قد يصل كثر من ذلك في بعض النباتات مثل الطماطم (٧ بار) وسيقان نبات العنب (٥-٦ بار).

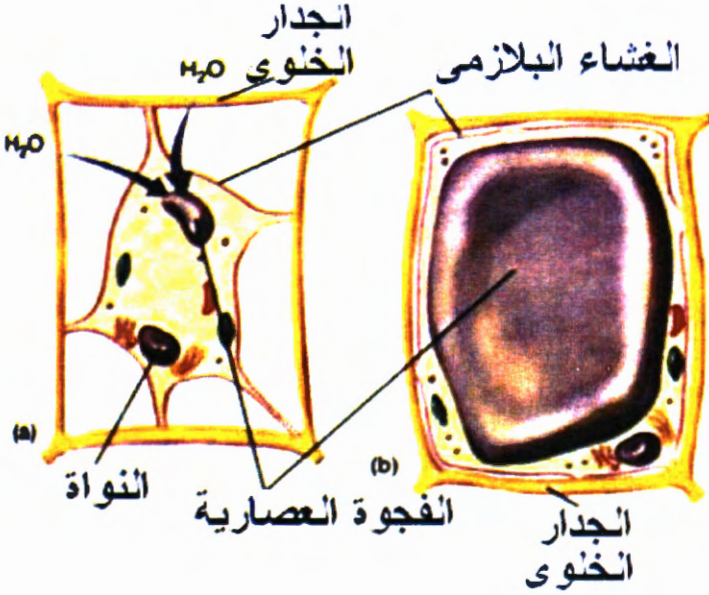
- الضغط الجذري غير ثابت و يعتمد علي كثير من العوامل .

\* العوامل المؤثرة علي الضغط الجذري :

- ١- توفر الماء في التربة : الضغط الجذري يكون في أشده عند السعة الحقلية.
- ٢- الجهد الاسموزي لمحلول التربة: يصل الماء الي الجذر نتيجة فرق الجهد و تزداد كمية الضغط الجذري كلما كان الجهد الاسموزي للخلايا الجذرية قليل و الجهد الاسموزي لمحلول كبير (أقل سلبية).
- ٣- درجة حرارة التربة: يقل الضغط الجذري في التربة المنخفضة الحرارة وذلك لزيادة لزوجة الماء و مقاومة الجذر وقلة نمو الجذر الرئيسي و بطئ سرعة امتصاص الأيونات.
- ٤- تهوية التربة: تزداد سرعة امتصاص الماء و يزداد الضغط الجذري في التربة جيدة الصرف وقليلة الأملاح.
- ٥- عمر النبات: يقل الضغط الجذري في الجذور القديمة التي تحتوي علي نسبة عالية من اللجنين و السوبرين و يزداد في الجذور النشطة.
- ٦- ينعدم تأثير الضغط الجذري في النباتات عندما تكون سرعة النتح أعلي من سرعة اندفاع الماء بالضغط الجذري لذلك فان جميع العوامل البيئية تساعد علي سرعة النتح تقلل من أهمية الضغط الجذري للنبات.

٧- يختلف مقدار الضغط الجذري خلال ساعات النهار و باختلاف الفصول بغض النظر عن تأثيره في رفع الماء ويكون في أشده في منتصف النهار و يقل أثناء

الليل و يعزي ذلك الي عاملين هما الامتصاص النشط للأيونات و انتقالها الي الساق يكون في أشده خلال ساعات النهار وذلك لتوفير الطاقة اللازمة لفاعلية الجذر خلال هذه الساعات. وزيادة مقاومة الجذر خلال ساعات النهار.



(الشكل ١٢) يوضح ضغط الامتلاء واثرة على امتصاص الماء

### كيفية حدوث الامتصاص النشط (الضغط الجذري) :

لقد عزى الضغط الجذري الي ثلاثة عوامل و هي :  
 • يحدث الامتصاص نتيجة حدوث فرق في الجهد الاسموزي بين الجذر ومحلول التربة :

يتحرك الماء من المناطق التي يكون فيها جهده مرتفعاً الي المناطق التي يكون فيها جهده منخفضاً. يقل الجهد الاسموزي لخلايا الجذر نتيجة تجمع الأيونات داخل خلايا الجذر و الخشب و تجمع هذه الأيونات من قبل الجذر ناتج عن استهلاك طاقة لأن تجمع الأيونات يحدث بعكس تركيزهما • و يحافظ الجذر علي فرق الجهد بين



خلاياه و محلول التربة باستمرار جمع الأيونات و حصوله على السكريات من الجزء الخضري • و نتيجة لفرق الجهد يدخل الماء من التربة الي الجذر بعملية الانتشار البسيطة • إذن فعلمية الامتصاص بهذه الطريقة لا تحتاج الي طاقة بصورة مباشرة و لكنها تحدث نتيجة امتصاص الأيونات بالامتصاص النشط و باستهلاك الطاقة • و لقد أمكن في كثير من الحالات تقليل الضغط الجذري باستعمال مواد مثبطة لتنفس الجذر كما أمكن تثبيط الامتصاص النشط بتسخين التربة أو وضع الجذر في محلول الجهد الاسموزي مساويا للجهد الاسموزي فيه خلايا الجذر •

#### • امتصاص جزيئات الماء امتصاصا نشطا:

لقد اقترح أن جزيئات الماء قد تمتص باستهلاك طاقة بصورة مباشرة أي أنها تمتص امتصاصا نشطا كما هو الحال بالنسبة للأيونات و لم تجد هذه النظرية قبولا من أغلب الباحثين •

#### • فرق الجهد الكهربائي الاسموزي:

من المعروف أن الماء يمر من مكان الي آخر عبر الأغشية المنفذة إذا كان هناك فرق في التيار الكهربائي بين الجهتين و تكون حركة الماء في اتجاه القطب الكهربائي الذي يحمل شحنة مشابهة لشحنة الغشاء و بما أن غشاء السليولوز يكون شحنته سالبة في الماء و القسم الداخلي من الجذر يكون شحنته سالبة أيضا فان الماء يتحرك باتجاه الجذر و قد بينت الأبحاث بان فرق الجهد الكهربائي بين سطح الجذر و داخله تقدر بحوالي مائة مللي فولت و هذا الفرق تبين فيما بعد بأنه غير كافي لحركة الماء •

### • قياس الضغط الجذري :

يمكن قياس مقدار الضغط الجذري لأغلب النباتات باستعمال مانوميتر حيث يقطع ساق النبات قرب سطح التربة و يوصل بأنبوب مطاط يتصل بالمانوميتر . يندفع الماء داخل الأنبوب فيرتفع الزئبق في أنبوبة المانوميتر و من حساب الفرق بين عمودي الزئبق يمكن حساب الضغط الجذري .

### ثانياً: الامتصاص السلبي :

#### ١- نظرية التماسك و الشد Cohesion - Tension theory

ولأن الضغط الجذري يساعد في رفع الماء من الجذر الى الأوراق لكنه لا يعتبر القوة الأساسية المحركة للماء فالقوة المحركة للماء هي النتج والدليل على ذلك تلازم عمليتا الامتصاص والنتج وهذه القوة تتكون في الأجزاء الخضرية وينتقل تأثيرها الى الجذور ويساعد في ذلك قوة تماسك جزيئات الماء Cohension وقوة التصاقها بالخشب Adhesion ويمكن تفسير آلية الامتصاص السلبي كالتالى:-

يتبخر الماء من الأوراق لان الجهد المائى للهواء المحيط بانورقة يكون قليلا (اكثر سلبيا)، وعندما يتبخر الماء من خلايا الأوراق ويقل جهدها المائى فتتحرك نتيجة ذلك جزيئات الماء من الخلايا المجاورة حيث أن الماء يحاول موازنة جهده وينتقل التأثير من خلية الى أخرى حتى يصل إلى العروق الورقية فيقل لماء في هذه العروق نتيجة حركته الى الخلايا وعندما يقل في العروق يتخلخل الضغط فيحدث Tension على جزيئاته وهذا الشد مشابه للشد الذى يحصل خيط من الجزيئات عند سحب أحد اطرافه ونتيجة للشد الحاصل على جزيئات الماء فى عروق الورقة يتحرك اليها الماء من العروق الأكبر حتى يصل التأثير الى خشب الساق ثم خشب الجذر وحتى الخلايا الحية من الجذر ثم الى سطح الجذر وعلى سطح الجذر تتماسك جزيئات الماء مع الجزيئات الموجودة فى محلول التربة وعلى هذا فان الجهد المائى يقل تدريجيا من التربة وحتى خلايا الورقة عندما يكون النتج مستمرا .

وهنا يتبادر للذهن سؤالاً في أنة إذا كانت جزيئات الماء تسحب من أعلى بشكل سلسلة فهل يتحمل عمود الماء هذا الشد دون انفصال جزيئات الماء عن بعضها؟ حيث ان انكسار عمود الماء يعنى موت النبات.

يعتمد مقدار الشد الواقع على عمود الماء على ارتفاع النبات فالشد الواقع على جزيئات الماء في شجرة ارتفاعها ١٣٠م يبلغ (١٣ بار) هذا بالإضافة الى الشد الناتج عن مقاومة خشب الساق والأوراق والخلايا ولهذا فان الشد الواقع قد يصل الى (٢٦ بار) بمعنى آخر أن هناك قوة سحب تحاول فصل جزيئات الماء عن بعضها البعض وهذه القوة تعادل ٢٦ بار فهل تتحمل الرابطة الموجودة بين جزيئات الماء هذه القوة؟ تختلف القوة التي تربط جزيئات الماء مع بعضها Cohesion باختلاف قطر الأنبوب فكلما قل قطر عمود الماء (قطر الأنبوب) زادت القوة التي ترتبط بها الجزيئات . ولقد وجد بالتجربة العملية ان قوة ارتباط الجزيئات مع بعضها في أنبوب قطره ٠.٥ مم تبلغ - 2 بار، وقطر أوعية وقصيبات الساق أقل بكثير من ٠.٥ مم لهذا فان قوة ارتباط جزيئات الماء في أوعية الساق قد تصل لأكثر من - ٣٠٠ بار.

لقد أصبح واضحاً أن الامتصاص انشط يحدث عرضياً نتيجة الفرق في الجهد الاسموزي بين الجذر و محلول التربة . الامتصاص النشط لا يشكل أهمية كبيرة في امتصاص الماء في معظم النباتات وذلك للأسباب التالية:

١- يكون الضغط الجذري في ظروف معينة من درجة حرارة و رطوبة.

٢- أن كمية الماء الناتجة عند قطع الساق و المدفوعة بالجذر قليلة قياساً الى الكميات التي يفقدها النبات بالنتح و هذه الكمية وجد انها لا تتعدى ٥% من الماء المفقود بالنتح في نباتات الطماطم.

٣- تمتص النباتات الماء عند وضع جذورها في محاليل يزيد تركيزها عن تركيز محلول الجذر عندما يكون النتج مستمراً : يتوقف دخول الماء عند قطع الساق . و لقد وجد أن النبات يمكنه امتصاص من محاليل يصل جهدها الاسموزي الى سالب

١٤١٦ بار بينما لا يمكن الجذر الذي فصل من الجزء الخصري من امتصاص الماء من محاليل جهدها الاسموزي سائب ١٠٩ بار.

٤- هناك العديد من النباتات لا تكون ضغط جذري واضح مثل الصنوبريات.

٥- أن الضغط الذي يكونه الجذر يتراوح من ١-٣ بار و هذا الضغط غير كافي لصعود الماء الي قمم الأشجار المرتفعة.

٦- لوحظ أن امتصاص الماء من قبل الجذور يزداد عند موت الجذور في بعض النباتات حتى يستمر النتج من أجزائها الخضرية و يعود سبب ذلك الي قلة المقاومة التي تبديها الجذور الميتة لحركة الماء المسحوبة من 'الأوراق بالنتج'.

٧- إذا كان الضغط الجذري كافيا لرفع الماء الي الأعلى فان ضغط الماء داخل خشب الساق يكون موجب و يندفع نتيجة ذلك الي الخارج عند قطع الساق ولكن الواقع غير ذلك فالماء داخل النبات واقع تحت شد كبير ويمكن الاستدلال علي ذلك بقطع الساق بأحد النباتات بعد غمره في محلول من صبغة ملونة يلاحظ صعود الماء الي الجزئين العلوي و السفلي للساق مما يدل علي وجود تخلخل في الضغط داخل الساق.

٨- لقد ثبت أن المجاميع الخضرية المقطوعة التي أطرافها في الماء تستطيع امتصاص الماء من الجزء المقطوع لفترة طويلة.

٩- تقلص سيقان الأشجار عندما يكون النتج سريعا يدل علي حدوث ضغط سالب داخل الساق.

١٠- يزداد امتصاص الماء في جذور الأشجار المسبورة التي حدث فيها تشقق أو جروح التي تكثر فيها العديسات.

كل الأدلة السابقة تشير الي أن القوة المحركة للماء في النبات هي النتج و هنا لا نريد ان نقلل من أهمية الجذر في امتصاص الماء فالجذر يوفر للنبات سطح امتصاص واسع كما أن النموات الجذرية التي تضاف كل يوم تشكل أهمية بالغة في التفتيش عن أماكن جديدة من التربة يكثر فيها الماء و الأيونات.

### العوامل المؤثرة علي امتصاص الماء :

يمكن تقسيم العوامل المؤثرة علي امتصاص الماء الي:

#### أ - عوامل التربة:

##### ١ - توفر الماء ( تيسر الماء ) :

ان الماء الميسر للنبات هو الماء الذي تحتويه التربة بين السعة الحقلية ونقطة الذبول و تعتمد كمية الماء المتوفرة علي تركيب التربة و عموما تكون هذه الكمية كبيرة في التربة الثقيلة و قليلة في التربة الرملية. و الجهد المائي لماء التربة عند السعة الحقلية يساوي سالب  $1/3$  بار تقريبا و يقل هذا الجهد كلما قلت نسبة الماء في التربة وذلك لزيادة شد الماء و التصاقه بحبيبات التربة. و يقل امتصاص الماء كلما قل الماء عن السعة الحقلية.

##### ٢ - درجة الحرارة:

يلاحظ أن النبات يمتص كمية قليلة من الماء عند درجات حرارة التربة المنخفضة و يرجع ذلك العوامل التالية:

• قلة نمو الجذور وتفرعاتها.

• انخفاض سرعة حركة الماء من التربة الي الجذر .

• زيادة مقاومة الجذور حيث تقل نفاذية أغشية خلايا الجذور و تزداد لزوجة البرتوبلازم.

• تزداد لزوجة الماء في درجات الحرارة المنخفضة حيث تصل الضعف عندما تقل درجة الحرارة من ٢٥ مئوية الي الصفر . ويقل امتصاص العناصر والأيونات المختلفة عندما تقل درجة الحرارة فيقل دخول الماء بفرق الأسموزية.

٣- التهوية :

تزداد سرعة امتصاص الماء في التربة جيدة الصرف حيث أن قلة تركيز الأكسجين و زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون يؤدي الى زيادة مقاومة الجذور لدخول الماء للأسباب التالية:-

• تزداد لزوجة البرتوبلازم و تقل نفاذية الغشاء الخلوي لزيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون

• قلة التفرعات الجذرية و النمو الجذري.

• تقل فاعلية الخلايا الجذرية فيقل الضغط الجذري.

٤- تركيز محلول التربة :

تمتص الجذور الماء نتيجة فرق الجهد بين التربة و الجذر . و الجهد المائي لماء التربة هو محصلة الجهد الاسموزي لمحلول التربة و الجهد الحبيبي الناتج من جذب حبيبات التربة للماء . وعليه فزيادة تركيز محلول التربة تعني قلة الجهد الاسموزي و قلة الجهد المائي الكلي لمحلول التربة و بالتالي قلة حركة الماء باتجاه الجذر و صعوبة امتصاصه . ان سرعة دخول الماء الي الجذر تعتمد علي فرق الجهد بين التربة و الجذر ، وهو ما يسمى بانحدار الجهد  $G$  و كلما كان هذا الفرق كبيرا زادت سرعة الامتصاص (في حدود معينة) . و يتوقف الماء عن الدخول إذا تساوى الجهد المائي

للتربة مع الجهد المائي للجذر و قد يتحرك الماء من الجذر الي التربة إذا زاد الجهد المائي للجذر عن الجهد المائي للتربة و هذا ما يحدث عند ري النباتات بمحلول ملحي مركز .

وتسبب إضافة الأسمدة أحيانا قلة امتصاص الماء وظهور علامات الذبول علي الأوراق و ذلك لزيادة تركيز الأيونات و قلة الجهد الاسموزي لمحلول التربة . وهذا الانخفاض في الجهد الاسموزي الناتج عن إضافة الأملاح نادر الحدوث في الحقل و إذا حدث فانه يكون في طبقة التربة السطحية بعد وضع السماد مباشرة فالأيونات المذابة سوف تنتشر بسرعة في محلول التربة . إلا أن ظاهرة ذبول النباتات المزروعة في الأصص بعد إضافة الأسمدة أمر مألوف . بالإضافة الي تأثير الأملاح في تقليل الجهد الاسموزي فأنها تسبب قلة امتصاص الماء نتيجة التأثير المباشر علي خلايا الجذور من الأيونات المؤثرة  $CL^-$  ,  $SO_4^{--}$  ,  $K^+$  حيث تؤثر هذه الأيونات علي فعالية خلايا الجذور كما قد تؤثر هذه الأيونات في غلق الثغور و عملية البناء الضوئي .

##### ٥- التوصيل المائي للتربة ( التوصيل الهيدروليكي ) :

تختلف سرعة حركة الماء في التربة باختلاف نوع التربة فالتوصيل الرطوبي للتربة الرملية أقل من التوصيل الرطوبي للتربة الطينية . و تؤثر حركة الماء في التربة علي سرعة إمداد الجذور بالماء من مناطق بعيدة بعد نفاذها من محيط الجذر . وحركة الماء باتجاه الجذور تتم نتيجة فرق الجهد فالجذر يمتص الماء من حبيبات التربة القريبة منه فيقل جهدها المائي فيندفع الماء من مناطق التربة المجاورة و نتيجة لامتصاص الماء من قبل الجذور ومقاومة التربة تنشأ حول الجذر مناطق مدرجة الجهد وعمق هذه المسافة علي سرعة امتصاص الماء والتوصيل الرطوبي للتربة فكلما كان النتح سريعا والتوصيل الرطوبي بطيئا زاد عمق هذه الطبقة .

##### ب- عوامل بيئية :

تتناسب كمية الماء الممتصة تناسباً طردياً مع كمية الماء المفقودة بالنتح إذا كانت رطوبة التربة عاملاً غير محدد. ومن أهم العوامل التي تؤثر على سرعة النتح و بالتالي تلعب دوراً هاماً في سرعة الامتصاص هي:

- ١- شدة الإضاءة
- ٢- درجة حرارة الهواء
- ٣- الرطوبة النسبية
- ٤- سرعة الرياح

### ج - صفات المجموع الجذري:

#### ١- تعمق الجذور و انتشارها:

تختلف جذور النباتات اختلافاً كبيراً من حيث عدد التفرعات و انتشارها و العمق الذي تصل إليه . تمتص جذور النباتات معظم الماء من أطراف الجذور الحديثة النمو و يقل الامتصاص من مناطق الجذور المتصلبة و تزداد أهمية انتشار الجذور و تعمقها في الأراضي ذات التوصيل الرطوبي المنخفض عنها في ذات التوصيل الرطوبي الجيد . و عندما يقل الماء في إحدى مناطق التربة في إحدى مناطق التربة تمتص الجذور الماء بسرعة من مناطق التربة الرطبة لسد النقص و عموماً يمتص الماء من الطبقة السطحية للتربة أولاً ثم تدريجياً لأسفل في النباتات الحولية أما في لنباتات المعمرة فإن امتصاص الماء قد يتم من مناطق مختلفة و للعمق الذي يصل إليه الجذر تأثير كبير في مقاومة النبات للجفاف بالنباتات ذات الجذور السطحية تتعرض للجفاف حال نفاذ الماء من الطبقة السطحية كما أنها تعاني من الشت بعد إجراء العرق الذي يؤدي إلى قطع تفرعات الجذر السطحية.

#### ٢- نفاذية الجذر:

حيث أن الجذور تختلف من حيث التركيب فأنها لا بد أن تختلف من حيث النفاذية و لما كانت نفاذية أطراف الجذر أكثر من قاعدته فإن المجاميع الجذرية ذات العدد الكبير من الأطراف ذات نفاذية عالية كما تختلف النفاذية باختلاف عمر الجذور و الظروف البيئية المحيطة.



## ٣- اختلاف فعالية الجذر:

تختلف الجذور في قابلية امتصاصها للأيونات ومقاومتها للظروف البيئية المحيطة و ترجع هذه الاختلافات لعوامل وراثية . بعض الجذور ذات قابلية عالية لجمع الأيونات من مناطق التربة المختلفة وتجمع الأيونات في الجذر يساعد علي امتصاص الماء النشط و يزيد من فرق الأسموزية بين الجذر ومحلول التربة كما أن الجذور تختلف في مقاومتها للظروف السائدة كما تختلف جذور النباتات من حيث تأثرها بسرعة التهوية و درجات الحرارة غير الملائمة فجذور الصفصاف يمكنها القيام بفعاليتها المختلفة و هي مغمورة بالماء .

## د- صفات المجموع الخضري:

كل صفات المجموع الخضري التي تؤدي لزيادة النتج تؤدي الي زيادة سرعة امتصاص الماء حيث أن العمليتين مترابطتين تماما و عموما تزداد سرعة امتصاص الماء كلما زادت نسبة المساحة السطحية للجزء الخضري الي المساحة السطحية للجذور لأن المساحة الخضرية تمثل سطح الفقد و معظم الماء الداخل الي النبات يجد طريقه عبر الجذور .

## مراجع مختارة .

- 1-Bacic, G. and Ratkovic, S. (1984): Water exchange in plant tissues studied by proton NMR in the presence of paramagnetic centers. *Biophys. J.* 45: 767-776
- 2-Badelt, K.; White, R. G.; Overall R. L. and Vesik, M. (1994): Ultrastructural specialisations of the cell wall sleeve around plasmodesmata. *American Journal of Botany.* 81: 1422-1427.
- 3-Balachandran, S.; Xiang, Y.; Schobert C.; Thompson G. A. and Lucas, W. J. (1997): Phloem sap proteins from *Cucurbita maxima* and *Ricinus communis* have the capacity to traffic cell to cell through plasmodesmata. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 94: 14150-14155.
- 4-Baluška, F.; Cvrckova, F.; Kendrick-Jones, J. and Volkmann, D. (2001): Sink plasmodesmata as gateways for phloem unloading. Myosin VIII and calreticulin as molecular determinants of sink strength? *Plant Physiology.* 126: 39-46.
- 5-Baluska, F.; Samaj J.; Napier R. and Volkmann, D. (1999): Maize calreticulin localizes preferentially to plasmodesmata in root apex. *Plant Journal.* 19: 481-488.
- 6-Beebe, D. U. and Turgeon, R. (1991): Current perspectives on plasmodesmata: structure and function. *Physiologia Plantarum.* 83:194-199.
- 7-Blackman, L. M. and Overall, R. L. (2001): Structure and function of plasmodesmata. *Australian Journal of Plant Physiology.* 28: 709- 727.
- 8-Blackman, L. M., Harper, J. D. I. and Overall R. L. (1999): Localization of a centrin-like protein to higher plant plasmodesmata. *European Journal of Cell Biology.* 78:297-304.

- 9- Botha, C. E. J. and Cross, R. H. M. (2000): Towards reconciliation of structure with function in plasmodesmata – who is the gatekeeper? *Micron*. 31:713–721.
- 10- Boyer, J. S. (1969): Measurement of the water status of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 351 - 364.
- 11- Cantrill, L. C., Overall R. L. and Goodwin, P. B. (1999) Cell-to-cell communication via plant endomembranes. *Cell Biology International*. 23: 653–661.
- 12- Cantrill, L. C.; Overall R. L. and Goodwin, P. B. (2001): Changes in symplastic permeability during adventitious shoot regeneration in tobacco thin cell layers. *Planta*. 214: 206–214.
- 13- Canny, M. (1998): Transporting water in plants. *Amer. Scientist*. 86: 152 - 159.
- 14- Cleland, R. E.; Fujiwara, T. and Lucas, W. J. (1994): Plasmodesmal mediated cell-to-cell transport in wheat roots is modulated by anaerobic stress. *Protoplasma*. 178: 81–85.
- 15- Colire, C. E.; Le Rumeur J.; Gallier, J. de Certaines and Larher, F. (1988): An assessment of proton magnetic resonance as an alternative method to describe water status of leaf tissues in wilted plants. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 767-776.
- 16- Hebrank, M. R. (1997): Reduce confusion about diffusion. *American Biology Teacher* 59: 160.
- 17- Hills, B. P. and Duce, S. L. (1990): The influence of chemical and diffusive exchange on the water proton transverse relaxation in plant tissues. *Magn. Reson. Imaging*. 8: 321-331
- 18- Odom, A. L. (1995): Secondary and College Biology Students' misconceptions about diffusion & osmosis. *American Biology Teacher* 57: 409 - 415

- 19- Reinders, J. E. A.; Van As H.; Schaafsma T. J.; de Jager, P. A., and Sherrif, D. W. (1988): Water balance in Cucumis plants, measured by NMR. J. Exp. Bot. 39: 1199-1210.
- 20- Van As, H.; T. J., Schaafsma and Blaakmeer, J. (1986): Applications of NMR to water flow and balance in plants. Acta Hort. 174: 491-495.
- 21- Van Bel, A. J. E. and Knoblauch, M. (2000): Sieve element and companion cell: the story of the comatose patient and the hyperactive nurse. Australian Journal of Plant Physiology. 27: 477-487.
- 22- Van Bel, A. J. E. and Van Rijen, H. V. M. (1994): Microelectrode recorded development of the symplasmic autonomy of the sieve element / companion cell complex in the stem phloem of *Lupinus luteus* L. Planta. 192: 165-175.
- 23- Vogel Steven. (1994): Dealing Honestly with diffusion. American Biology Teacher. 56: 405-407.
- 24- Wheatley, D. (1993): Diffusion theory in biology: its validity and relevance. Journal of Biological Education. 27: 181-187.
- 25- Zuckerman, J. T. (1994): Problem solvers conceptions about osmosis. American Biology Teacher. 56: 22-25.

**الفصل الخامس**

**النفاذية**

Permeability



## مقدمة

يستعمل لفظ النفاذية ليدل على قابلية الأغشية للسماح للمواد المختلفة بالمرور خلالها ومن المعروف أن لكل خلية نباتية حية نوعين من الأغشية أحدهما الجدار الخلوي وثانيهما الأغشية البلازمية فبينما يسمح الجدار الخلوي غالبا بمرور الماء والأملاح الذائبة فيه فإن الأغشية البلازمية تسمح للماء وبعض الذائبات بالمرور خلالها وتعوق أو تمنع نفاذ بعضها الآخر ولذلك فإن الأغشية البلازمية تتمتع بخاصة النفاذية الانتخابية Selective permeability.

## إنفاذ الخلايا للماء :

ينقل الماء من خارج الخلايا النباتية الى داخلها وبالعكس في يسر وسهولة لصغر جزيئاته وعظم طاقتها الحركية.

## إنفاذ الغازات :

تتفد الغازات خلال أغشية الخلية بسرعة فائقة فيمكن مشاهدة تصاعد الأكسجين نتيجة لعملية التمثيل الضوئي من خلايا نبات الألويا مثلا بمجرد تعرضها للضوء وكذلك تمتص الخلايا الخضراء غاز ك<sup>٢</sup> بسرعة . تتفد أيضا بعض الغازات الأخرى بسرعة وتسبب أضرارا للبروتوبلازم مثل ك<sup>٢</sup> أ ، ن يد<sup>٢</sup> .

## نفاذية الذائبات خلال الغشاء البلازمي :

هناك عدة عوامل تتحكم في نفاذية الذائبات خلال الغشاء البلازمي ومن أهمها

### ١- حجم جزيئات المادة :

هناك نظرية يطلق عليها اسم النظرية الغربالية تفترض ان الغشاء البلازمي يشبه لغربال في تركيبه وتوجد في هذا الغشاء فتحات دقيقة لا تسمح لجزيئات اى مادة بالنفاذ خلالها الا اذا اتسعت لها هذه الفتحات وتستند هذه النظرية الى بعض الحقائق

العلمية اذ انه من المعروف أن الأغشية الصناعية كالبارشمنت لا تسمح بالنفاذ خلالها الا للمواد التي تتسع لها ثقبوها وهذا بالتالى يتوقف على حجم بقائق المادة التي تنفذ ، غير هذه النظرية تعجز عن تفسير بعض الحالات ذلك أن الغشاء البروتوبلازمى تزداد نفاذيته فى بعض الاحيان بازدياد حجم جزيئات المادة فمثلا وجد أن الغشاء البلازمى لا ينفذ جزيئات الأحماض الأمينية وينفذ جزيئات شبة القلويات كمركبات الكينين والنيوكتين رغم ان حجم جزيئات المواد الاخيرة اكبر من حجم جزيئات الاحماض الأمينية.

## ٢- درجة ذوبان المادة فى الدهون :

يطلق على النسبة بين درجة ذوبان اى مادة فى الدهون الى درجة ذوبانها فى الماء اسم معامل التجزئة أى أنه اذا ذابت مادة فى مادة دهنية ولم تنب فى الماء ففي هذه الحالة تكون ذات معامل تجزئة عالى وقد دلت التجارب على ان هناك تناسباً طردياً بين درجة نفاذية المادة ومعامل تجزئتها اى انه كلما كانت المادة قابلة للذوبان فى الدهون كلما نفذت داخل الخلية بسهولة وقد تمت دراسات وسعة النطاق على درجة نفاذية كثير من الكحوليات خلال أغشية الخلية وقد أوضحت النتائج أن الكحوليات ذات الوزن الجزيئى الكبير و السريعة الذوبان فى الدهون كانت أسرع فى النفاذية رغم كبر حجم جزيئاتها لأنها كما سبق القول ذات درجة ذوبان عالية فى الدهون و لكن يجب أن لا يفهم من هذا أن حجم جزيئات المادة ليس له أى تأثير على النفاذية فقد ثبت من التجارب أن المواد ذات معاملات تجزئة متساوية ولكن تختلف فى أوزانها الجزيئية فان درجة نفاذيتها خلال الأغشية البلازمية تزداد بانخفاض أوزانها الجزيئية .

## ٣- تدرج التركيز :

إذا ما اتحت لمادة ما حرية الحركة خلال غشاء فان معدل هذه الحركة يتوقف على الفرق بين درجة تركيز هذه المادة على جانبي الغشاء وذلك فى حالة ما اذا كانت جميع العوامل الأخرى ثابتة وهذا ما يطلق عليه تدرج التركيز وهذا يتبع الظاهرة



الطبيعية للانتشار وكلما ازداد معدل حركة المواد كلما اتاحت لها الفرصة لنفاذية أسرع خلال الغشاء ويزداد هذا المعدل كلما ازداد الفرق بين تركيزي المادة على جانبي الغشاء حيث يكون معدل نفاذية الجزيئات من الجانب الأكثر تركيزا في المادة خلال الغشاء أعلى من معدل نفاذية نفس المادة من الجانب الأقل تركيزا في المادة.

### نفاذية الأيونات خلال الغشاء البلازمي :

هناك عامل آخر يتحكم في النفاذية هو الشحنة الكهربائية وقد دلت التجارب العديدة على أنه كلما كانت الشحنة التي يحملها الأيون أقوى كلما كانت درجة نفاذية الأيون أبطأ وهذا يعني أن الألكتروليتات الضعيفة التآين تتفد خلال الخلية بمعدل أسرع من الألكتروليتات القوية التآين ويتبع هذا أيضا أن الأيونات أحادية التكافؤ مثل الصوديوم والبوتاسيوم تتفد خلال الخلية بمعدل أسرع من الأيونات ثنائية التكافؤ مثل الكالسيوم والمغنسيوم أو ثلاثية التكافؤ كالحديد والالمونيوم ولم يعرف حتى الآن تفسير لهذه لظاهرة ويجب أن نشير هنا إلى أن البروتينات تحمل شحنات موجبة وأخرى سالبة وكذلك الفسفوليبيدات فان لها نفس الخاصية وعلى ذلك فان الغشاء البلازمي لمكون من البروتينات وفسفوليبيدات يمثل كحاجز يحمل كلا من الشحنتين وعلى ذلك فعند ترك أيون يحمل شحنة خلال الغشاء البلازمي فإنه سيكون هناك تجاذب نحو جزء بروتيني أو الفسفوليبيدات التي تحمل شحنة مضادة وهذا بدوره يعرقل معدل النفاذية وفي نفس الوقت فإنه هناك شحنات مماثلة يتحتم أن ينتج عنها تتأخر مع شحنة الأيون والسؤال الآن لماذا لا يتعادل التجاذب والتأخر وبالتالي يمكن للأيونات المرور خلال أغشاء البلازمي بدون أي تعويق لها وقد درس على نطاق واسع حركة الصوديوم والبوتاسيوم خلال الأغشية البلازمية ووجد أن البوتاسيوم ينفذ خلالها بمعدل أسرع من الصوديوم رغم أن كلاهما يحمل نفس الشحنة وتفسير ذلك أن لخاصية التفضيل أثر في ذلك فكلما زاد سمك الغشاء المائي حول الأيون وبالتالي زاد قطره كلما قلت درجة نفاذيته وفي هذا المثال يكون قطر أيون البوتاسيوم أصغر من قطر أيون الصوديوم عندما يكون كلاهما في حالة تميؤ .

وجدير بالذكر أن درجة نفاذية الغشاء البلازمي غير مستقرة فهي في تغير دائم وهذه ظاهرة طبيعية في الخلايا النشطة . وبعض هذه التغيرات ترجع الى أسباب داخلية ترجع الى تغيرت تطرا على الغشاء البلازمي نفسه فكثيرا ما يكون غشاء خلية ما أكثر نفاذية لبعض المواد في أحد أجزائه منها في أجزاء أخرى . وبعد وقت قليل تنعكس الآية من حيث المناطق التي تكون أكثر نفاذية في الغشاء ولنفس المواد . ولذا يطلق على الغشاء البلازمي أنه غشاء منفذ اختياري أي يسمح بمرور البعض الآخر . وهو في ذلك يختلف عن الغشاء شبه المنفذ الذي يسمح بمرور كل الجزيئات ما دامت تقل في أقطارها عن أقطار ثقبه .

### نفاذية الخلايا للمواد الذائبة غير القابلة للتأين (الذائبات العضوية) :

تتفذ هذه المواد خلال الأغشية البلازمية تبعا لقوانين الانتشار أي تنتشر من الوسط ذو التركيز الأعلى الى الوسط ذو التركيز المنخفض الى أن تحدث حالة إتران أي يتساوى التركيز على جانبي الغشاء .

ولقد وجد أن بعض المواد كالكحول الميثيلي تتفذ الى داخل الخلايا بدرجة كبيرة على حين تتفذ بعض المواد الأخرى كالجليسرين والسكر ببطء شديد ويرجع ذلك للتفاوت في نفاذية هذه المواد الى :

١- إختلاف ذوبان هذه المواد في الزيت فالمواد التي تمتزج بالمواد الزيتية بدرجة أعلى هي التي تتفذ الى داخل الخلايا بسرعة ويمكن تفسير ذلك عند معرفة أن الأغشية البلازمية تتكون من مواد دهنية معقدة .

٢- الإختلاف في حجم الجزيئات فالصغيرة أسرع نفاذا من الكبيرة التي لها نفس درجة الذوبان في الزيت . فهي لا تمر خلال الأجزاء الدهنية فحسب بل تمر خلال الثقوب الصغيرة الموجودة بين الجزيئات الدهنية المكونة للأغشية البلازمية .

### نفاذية الخلايا للمواد الذائبة القابلة للتأين (الذائبات غير العضوية) :

تتغذ الأملاح وغيرها من المواد القابلة للتأين خلال الأغشية البلازمية على هيئة أيونات مختلفة ( كاتيونات وأنيونات ) تدخل باستقلال تام عن بعضها البعض . فقد تمتص الخلية أحد أيوني الملح بكمية أكثر ولا يمكن أن يحدث ذلك دون أن يصبح الاتزان الكهربائي صحيحا أى دون أن يحل محل هذه الزيادة الممتصة أيون آخر له نفس الشحنة وكميتها وهناك احتمالان لحدوث هذا الاحلال :

١- يتأين الماء ويحل أحد أيوناته محل الزيادة الممتصة من المحلول الخارجى على حين يصحب أيونه الآخر الأيونات الزائدة التى تدخل الخلية .

٢- تخرج من الخلية كمية من الايونات لها نفس وقيمة شحنة الأيونات الممتصة . فنترات البوتاسيوم  $KNO_3$  مثلا تدخل الخلية على لية صورة من الصور الثلاث الآتية :

أ . تدخل الكاتيونات  $K^+$  والأنيونات  $NO_3^-$  فى نفس الوقت .

ب . تدخل على حساب تأين بعض جزيئات الماء وذلك فى صورة مجموعات متباعدة مثل  $H^+NO_3^-$  وفى هذه الحالة يبقى فى المحلول الخارجى أيون  $OH^-$  ليحل محل أيون  $NO_3^-$  الممتص . وفى هذه الحالة يبقى أيون  $H^+$  ليحل محل أيون  $K^+$  الممتص .

ج . تدخل عن طريق تبادل الأيونات بين الخلية والوسط الخارجى فإذا امتص أيون  $NO_3^-$  خرج بدلا منه أيون يحمل نفس الشحنة وكميتها مثل أيون  $HCO_3^-$  وإذا دخل أيون  $K^+$  خرج من الخلية بدلا منه  $Na^+$  مثلا .

وتتميز الخلايا بقدرتها على الامتصاص الانتخايبى للأيونات التشابهة فقد وجد Collander عام ١٩٤١ أن النباتات المختلفة التى نمت فى مزرعة مائية امتصت أيون  $K^+$  أكثر من أيونات  $Na^+$ ،  $Ca^{++}$ ،  $Mg^{++}$  بينما امتصت أيون الصوديوم بدرجة قليلة جدا . ويمكن القول اجمالا أن الكاتيونات احادية التكافؤ مثل  $K^+$ ،  $NH_4^+$  تمتص أكثر من الكاتيونات ثنائية التكافؤ مثل  $Ca^{++}$ ،  $Mg^{++}$  وبالمثل تمتص الأنيونات  $Br^-$ ،  $NO_3^-$  أكثر من الأنيونات عديدة التكافؤ مثل  $SO_4^{--}$  .

## حركة الايونات والجزيئات خلال الغشاء البلازمي بواسطة النقل النشط :

ذكر فيما سبق أن مرور الذائبات والأيونات خلال الغشاء البلازمي في الخلية تتوقف على بعض العوامل مثل حجم جزيئات المادة أو الأيون ودرجة ذوبانها في الدهون وتدرج التركيز والشحنة الكهربائية التي تحملها الأيونات . ومثل هذه النفاذية لا تتطلب أي طاقة لمساعدتها على النفاذية كما أن الغشاء البلازمي لا يتدخل في الانتقال لأنها تنتقل خلاله بواسطة قوانين طبيعية ويطلق على هذه النفاذية عملية النقل السلبي .

ولكنه في حالات كثيرة وجد أن انتقال بعض المواد والأيونات ضد تدرج التركيز أو ضد التجاذب الكهربائي ، ولكي يمكنها القيام بذلك لابد من طاقة تستهلك في هذه العملية ويطلق على عملية النقل هذه اسم لنقل النشط ، وتفترض هذه النظرية أن جزئ أو أيون أي مادة لكي تنفذ خلال الأغشية البلازمية لابد وأن تتحد اتحادا كيميائيا مع بعض المواد الموجودة في الناحية الخارجية للغشاء ويطلق على كل من هذه المواد اسم الحامل ويلزم لهذا الاتحاد الطاقة السابق الإشارة إليها ونتيجة لهذا الاتحاد الكيميائي تتكون مادة وسطية تستطيع أن تنتقل خلال الغشاء ثم تنفصل هذه الجزيئات أو الأيونات بمجرد وصولها إلى الناحية الداخلية للغشاء نتيجة لتفاعل كيميائي آخر ولذا تستطيع المادة أن تنتقل إلى داخل الخلية عبر الغشاء السيئوبلازمي . والمواد التي تنقل بواسطة الحوامل متعددة فمنها مواد غير عضوية وأيضا مواد كربوهيدراتية . كما أن طريقة النقل النشط حساسة لدرجة كبيرة لغياب الأكسجين حيث أن نقص الأكسجين يضعف من درجة نفاذية المواد بهذه الطريقة (انظر موضوع التغذية المعدنية للنباتات) .

## العوامل التي تؤثر على النفاذية :

### ١- درجة الحرارة :

تزداد نفاذية الخلايا النباتية بارتفاع درجة الحرارة من صفر إلى ٥٠°م وهي الدرجة التي تفقد عندها الخلايا حيويتها تقريبا فإذا رفعت درجة الحرارة بعد ذلك فقد

البروتوبلازم حيويته وفقد تحكمه في نفاذية المواد وفي هذا المجال الحرارى تكون الزيادة في النفاذية عكسية بمعنى أنها تعود الى حالتها الطبيعية بالتبريد.

إذا رفعت درجة الحرارة بعد ذلك ( أى مابعد  $50^{\circ} \text{م}$  ) زادت النفاذية زيادة سريعة غير عكسية أى أن التبريد لايعيد نفاذيتها الى ماكانت عليه وتصبح النفاذية مطلقة ويرجع ذلك الى تجميع البروتوبلازم تجمعا غير عكسى كما يحدث عند تسخين زلال البيض ، وتعرف درجة الحرارة التى يهلك عندها البروتوبلازم بالدرجة المميتة. ترجع هذه الزيادة في النفاذية الى الزيادة في الطاقة الحركية للجزيئات المنتشرة من جهة الى تغيرات طبيعية في البروتوبلازم كانهخفاض اللزوجة التى تصحب ارتفاع درجة الحرارة .

ويمكن ملاحظة التطور في النفاذية إذا أخذنا بعض أقراص البنجر التى تحتوى على صبغ الانثوسيانين فى خلاياها ولا تسمح له بالنفاذ الى الخارج فى الظروف العادية ثم غسلت هذه الأقراص وضعت فى ماء مقطر فيمكن أن نلاحظ إذا سخنت هذه الأقراص فى الماء أن الأخير يتلون باللون الأحمر تدريجيا ، وكلما اقتربت درجة الحرارة من الدرجة المميتة زاد تلون الماء تبعا لزيادة نفاذية الأغشية البلازمية للصبغ فإذا ماجاوزت درجة الحرارة  $50^{\circ} \text{م}$  تقريبا فان الصبغ يتدفق الى الخارج بسرعة ويستمر كذلك حتى بعد اعادة الاقراص الى ماء مقطر بارد . ولدرجات الحرارة المنخفضة تأثير مشابه لدرجات الحرارة المرتفعة على النفاذية أى انها تسبب زيادتها زيادة غير عكسية ويعزى ذلك الى تأثير الثلج فى اتلاف حالة البروتوبلازم الغروية وفقده كل الخواص العادية فتكون الثلج فى المسافات البينية يؤدى الى استخلاص الماء من الخلايا وزيادة تركيز العصير الخلوى بينما يفقد البروتوبلازم ماءه تدريجيا .

## ٢- الضوء :

تردد نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للماء وكذلك لجزيئات وأيونات المواد الذائبة فيه فى الضوء وتنقص فى الظلام. وتختلف تأثيرات أشعة الطيف المختلفة فى تأثيرها على

النفاذية فالضوء الأحمر وهو أطول أمواج الطيف أقلها تأثيرا على النفاذية بينما نلاحظ أن الطيف البنفسجى وهو أقصر أمواج الطيف وأكثرها تأثيرا على النفاذية فيزيدها.

### ٣- المواد السامة :

للمواد السامة كالأثير والكلوروفورم تأثير كبير على النفاذية وذلك لتركيز هذه المواد فى بيئة النبات فالتركيزات القليلة تقل نفاذية الغشاء البروتوبلازمى وهذا التأثير عكسى أما التركيزات العالية فانها تسبب خفضا مبدئيا مؤقتا يتبعه زيادة غير عكسية فى النفاذية يتبعها موت الخلايا وهذه المواد بالاضافة الى فعلها كمذيبات لبعض أطوار السيتوبلازم تعمل على خفض توتر السطح الفاصل بين السيتوبلازم والمحلول الخارجى المنغمسة فيه الخلية ، وقد يؤدى ذلك الى احداث تغيرات فى الأغشية البلازمية تفقد فيها خواصها الفسيولوجية.

### ٤- المواد الذائبة فى بيئة النبات:

قام سترهاوت Osterhout بأبحاث كثيرة دلت على أنه اذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات أحد العناصر أحادية التكافؤ مثل  $K^+$ ,  $Na^+$  فان ذلك يؤدى الى زيادة فى النفاذية وقد تؤدى هذه الزيادة الى موت الخلايا اذا استطالت مدة بقائها فى المحلول.

أما الأملاح ذات الكاتيونات ثنائية أو ثلاثية التكافؤ  $Ba$ ,  $Sr$ ,  $Mg$ ,  $Fe$ ,  $Al$  فانها تؤدى الى انخفاض مبدئى فى نفاذية الأغشية البلازمية ويكون ذلك متبوعا بزيادة فى النفاذية وقد تؤدى هذه الزيادة فى النفاذية الى موت الخلايا . أما بالنسبة لتأثير الأنيونات فقد وجد أنها جميعا تسبب زيادة فى النفاذية وكلما كثر التكافؤ أكبر كان التأثير أكثر وضوحا . مثل هذه المحاليل تعرف بالمحاليل غير المتوازنة Unbalanced solutions أما المحلول الذى يحتوى على أملاح عديدة بنسب خاصة بحيث لا يكون لها تأثير سام فيعرف بالمحلول المتوازن Balanced solution ومن أمثلة ماء البحر ومحلول التربة.

ويتأثر انفاذ الخلايا للأيونات بوجود أيونات أخرى لها نفس التكافؤ ويكون هذا التأثير أكثر وضوحاً بين الأملاح التي يختلف تكافؤ كاتيوناتها . فإذا غمست بعض أقراص جذر البنجر في محلول ناقص الأزموزية من كلوريد الصوديوم فإن المادة الملونة تتسرب تدريجياً إلى الخارج وذلك لزيادة نفاذية الغشاء البلازمي في وجود أيون الصوديوم أما إذا وضعت أقراص البنجر في محلول مماثل من كلوريد الصوديوم به كمية قليلة من كلوريد الكالسيوم فإن خروج المادة الملونة يقل ثم يقف وذلك لأن أيون الكالسيوم أبطل الزيادة في نفاذية الغشاء البلازمي الناتجة عن أيون الصوديوم . ويعرف مثل هذا التأثير - أى تبادل إبطال التأثير السام بين الأملاح - بالتضاد Antagonism الذى يعزى إلى التأثير المضاد للأيونات فى البروتوبلازم فعلى حين تقلل الكاتيونات أحادية التكافؤ من القوى التى تربط بين الجزيئات المكونة للغشاء لبلازمي وتسبب تفككها نجد أن الكاتيونات ثنائية التكافؤ تعمل فى عكس هذا الاتجاه من الواضح أم كلا الاتجاهين ضار بالخلية.

وعلى العكس من ذلك قد يؤدي وجود بعض الأيونات بتركيزات معينة إلى زيادة نفاذ الخلايا لأيونات أخرى تحمل نفس الشحنة وتسمى هذه الظاهرة بالمعاونة Synergy فمثلاً التركيزات المخففة من الكالسيوم تؤدي زيادة سرعة امتصاص جذور الشعير للبتواسيوم والبروم كما وجد أن جذور الشعير تمتص كاتيونات الروبيديوم بدرجة أكبر فى وجود كاتيونات الليثيوم.

## مراجع مختارة :

- 1- Angus, B.L; Carey, A.M. and Caron, D.A.; Kropinski, A.M. and Hancock R.E. (1982): Outer membrane permeability in *Pseudomonas aeruginosa*: comparison of a wild-type with an antibiotic-supersusceptible mutant. Antimicrob Agents Chemother. 21(2):299-309.
- 2- Becker, M.; Kerstiens, G. and Schönherr, J. (1986): Water permeability of plant cuticles: permeance, diffusion and partition coefficients. Trees. 1:54-60.
- 3- Denison, R. F. and Harter, B. L. (1995): Nitrate effects on nodule oxygen permeability and leghemoglobin. Plant Physiol. 107: 1355-1364.
- 4- Du, C.; Yao, S.; Rojas, M. and Lin, Y. Z. (1998): Conformational and topological requirements of cell-permeable peptide function. J. Peptide Res. 51: 235-243.
- 5- Eddleman, C.S.; Bittner, G.D. and H.M. Fishman.(2000): Barrier permeability at cut axonal ends progressively decreases until an ionic seal is formed. Biophys. J. 79:1883-1890.
- 6- Gibbs, A. G. (2002): Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. Journal of Insect Physiology 48:391-400.
- 7- Godfrey, A.J.; Hatlelid, L. and Bryan, L.E. (1984): Correlation between lipopolysaccharide structure and permeability resistance in beta-lactam-resistant *Pseudomonas aeruginosa*. Antimicrob Agents Chemother. 26(2):181-186.
- 8- Kerstiens, G. (1996): Cuticular water permeability and its physiological significance. Journal of Experimental Botany. 47:1813-1832.



- 9- Kirsch, T.; Kaffarnik, F.; Riederer, M. and Schreiber L. (1997): Cuticular permeability of the three tree species *Prunus laurocerasus* L, *Ginkgo biloba* L., and *Juglans regia* L.: comparative investigation of the transport properties of intact leaves, isolated cuticles, and reconstituted cuticular waxes. *Journal of Experimental Botany*. 48:1035-1045.
- 10- Lande, M. B.; Donovan, J. M. and Zeidel M. L. (1995): The relationship between membrane fluidity and permeabilities to water, solutes, ammonia, and protons. *J. Gen. Physiol.* 106: 67-84.
- 11- Lin, Y. Z.; Yao, S.; Veatch, R.A.; Torgerson, T.R. and Hawiger, J. (1995). Inhibition of nuclear translocation of transcription factor NF-B by a synthetic peptide containing a cell membrane-permeable motif and nuclear localization sequence. *J. Biol. Chem.* 270: 14255-14258.
- 12- Liu, X. Y.; Timmons, S.; Lin, Y.-Z. and Hawiger, J. (1996): Identification of a functionally important sequence in the cytoplasmic tail of integrin $\beta$ 3 by using cell-permeable peptide analogs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11819-11824.
- 13- Nicas, T.I. and Hancock, R.E. (1983): *Pseudomonas aeruginosa* outer membrane permeability: isolation of a porin protein F-deficient mutant. *J Bacteriol.* 153(1):281-285.
- 14- Niederl, S.; Kirsch T.; Riederer, M.; Schreiber, L. (1998): Co-permeability of  $^3\text{H}$ -labeled water and  $^{14}\text{C}$ -labeled organic acids across isolated plant cuticles: investigating cuticular paths of diffusion and predicting cuticular transpiration. *Plant Physiology*. 116:117-123.
- 15- Rojas, M.; Yao, S. and Lin, Y. Z. (1996): Controlling epidermal growth factor (EGF)- stimulated Ras activation in intact cells by a cell-permeable peptide mimicking phosphorylated EGF receptor. *J. Biol. Chem.* 271: 27456-27461.

- 16- Santrucek, J; Simanova, E.; Karbulkova, J.; Simkova, M.; Schreiber, L.. (2004): A new technique for measurement of water permeability of stomatous cuticular membranes isolated from *Hedera helix* leaves. *Journal of Experimental Botany*. 55:1411-1422.
- 17- Sawai, T, Matsuba, K and Yamagishi, S. A. (1977): Method for measuring the outer membrane-permeability of beta-lactam antibiotics in gram-negative bacteria. *J Antibiot (Tokyo)*. 30(12):1134-1136.
- 18- Shi, T.; Schönherr J. and Schreiber, L. (2005): Accelerators increase permeability of cuticles for the lipophilic solutes Metribuzin and Iprovalicarb but not for hydrophilic methyl glucose. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 53:2609-2615.
- 19- Schönherr, J.; Eckl, K. and Gruler, H. (1979): Water permeability of plant cuticles: the effect of temperature on diffusion of water. *Planta*. 147:21-26.

الفصل السادس

التغذية المعدنية

*Mineral Nutrition*



## مقدمة

سوف نتناول في هذا الباب المبادئ الاساسية لتغذية النبات المعدنية فقد أدرك المزارعون الأوائل أن النباتات النامية في الوحل ( الماء المختلط بالطين Muddy water) أفضل من النباتات النامية على ماء المطر الرائق، وبفضل العالم De-Sausure (١٩٠٤) عرف العالم حاجة النبات للعناصر الغذائية الموجودة في التربة . وباستخدام المزارع المائية ( محاليل مائية تنمو فيها النباتات لتتغذى على ما فيها من عناصر ) ثم التعرف على أهمية العناصر الغذائية للنبات .

قسمت العناصر الغذائية الى مجاميع على أساس تأثير العنصر على نمو النبات وتركيبه ودوره في تكوين المحصول النهائي الى :

## عناصر ضرورية:

وهي التي توجد في النبات بكمية كبيرة وكمية وجودها في التربة كافية لسد حاجة النبات منها وفي حالة عدم كفايتها لابد من اضافتها للتربة ( التسميد ) لتعويض النقص وحتى لا تعاني النباتات من الحرمان عند عدم أخذ كفايتها منها ، ولو أخذ النبات منها كمية أكبر من حاجته اليها فأنها تسبب له التسمم . وقد قسمت العناصر الضرورية الى مجموعتين هما :

العناصر الكبرى:

وهي ستة عناصر هي النيتروجين N، الفسفور P، البوتاسيوم K، الكالسيوم Ca، الماغنسيوم Mg، الكبريت S، بالإضافة الى الكربون C، والاكسجين O، والهيدروجين H<sup>+</sup> الذي يحصل عليهم النبات من امتصاص غاز ثاني أكسيد الكربون .

ك أ، أثناء عملية التمثيل الضوئي والماء المستخدم في نفس العملية .

### العناصر الصغرى:

وهي عناصر ضرورية ولكن لا يحتاجها النبات بكميات كبيرة وهي جميعها تعمل كعناصر منظمة للنمو حيث انها تعمل كمساعدات انزيمية Cofactor ولا تدخل في تركيب المركبات الاساسية للنبات (كربوهيدرات ، بروتينات ، دهون) كما في حالة سابقتها اي العناصر الكبرى ، والعناصر الصغرى ست عناصر هي الحديد ، والمنجنيز ، البورون ، الزنك ، النحاس ، الموليبدنيم . ويعتبر البعض أن الحديد عنصرا من العناصر الكبرى والبعض الآخر لا يعتقد هذا ويبدو ان الامر يتعلق بالنبات ففي حالة احتياج النبات لهذا العنصر بكميات كبيرة يعتبر عنصرا من العناصر الكبرى ، وفي حالة احتياجه بكميات قليلة يعتبر عنصرا من العناصر الصغرى . وهناك معيار اخر يمكن ان يحدد لنا مدى احتياج النبات وكونه من العناصر الكبرى ، ام الصغرى وهي نفس المعيار التي نحكم بها على كون المحلول المغذى محلول جيد يفي باحتياجات النبات . وهذا المعيار هو نسبة تركيز العنصر في صورته الايونية والتي تتفاوت مع نسبة الايونات في المحلول الأرضي للأراضي الخصبة التي تمد النبات بأحتياجاته فلا يعاني من نقص اي من العناصر الضرورية .

### العناصر الكبرى:-

عناصر يحتاجها النبات بنسب كبيرة

التركيز	الأيون
1000	N <sup>+</sup>
500	K <sup>+</sup>
1.0	Fe

عناصر يحتاجها النبات بنسب متوسطة

التركيز	الأيون
200	$\text{Ca}^{++}$
200	$\text{So}_4^-$
100	$\text{H}_2\text{Po}_4^-$
0.5	Mn
0.5	B

عناصر يحتاجها النبات بنسب قليلة

التركيز	الأيون
50	$\text{Mg}^{++}$

العناصر الغير ضرورية:

وهى التى ينطبق عليها شروط العناصر الضرورية بمعنى عدم تأثر نمو النبات بها ولا تدخل فى تركيبه ولا تؤثر فى المحصول النبات النهائى ويظل لها دور فى النبات وهو حفظ التوازن الأيونى داخل النبات، والعناصر الغير ضرورية هى الكلورين ، الصوديوم ، اليود ، السيلكون ، الالمونيوم .

التعرف على الاحتياجات الغذائية للنبات :

أولا : تحليل الرماد:

يمكن التعرف على احتياج النبات من العناصر الغذائية بالكشف على ما يحتويه النبات النامى فى ظروف ملائمة وفى تربة جيدة للوقوف على كمية العناصر فى ذلك

النبات . لكن تلك الطريقة غير مجدية حيث لا يوجد في الرماد سوى العناصر المعدنية لخروج بعضها في صورة غازية مثل الكربون والأيدروجين والأكسجين والنيتروجين حيث تتطاير على هيئة ثاني أكسيد الكربون وبخار ماء و أكسجين وأمونيا . لذلك فبيانات تلك الطريقة غير موثوق بها بالإضافة لأخطاء التحليل الكمي الا انها تمدنا بنسب العناصر بعضها الى بعض فعلى سبيل المثال نجد تلك النسب كما في الجدول التالي عند تحليل الرماد :

جدول يوضح نسب العناصر في رماد نبات الذرة

العناصر الكبرى			العناصر الصغرى		
نسب العناصر	العنصر	التركيز %	نسب العناصر	العنصر	التركيز %
النسب الكبرى	النيتروجين	1.46	النسب الكبرى	الحديد	0.083
	البوتاسيوم	3.92	النسب المتوسطة	المنجنيز	0.35
النسب المتوسطة	الكالسيوم	0.23		البورون	غير مقدرة
	الكبريت	0.21	النسب القليلة	الزنك	غير مقدرة
	الفوسفور	0.20		النحاس	غير مقدرة
النسب القليلة	الماغنسيوم	0.18	النسب القليلة جدا	الموليبدينيم	غير مقدرة



## ثانيا : مزارع المحاليل الغذائية :

أستخدمت تلك المزارع فى الدراسات الجادة لمعرفة مدى احتياج النبات الى العناصر الغذائية الكبرى والصغرى لأنه وجد من الصعب دراستها بالتربة لصعوبة التحكم فى المغذيات لذلك أستخدم الماء كوسط للزراعة وباستخدام أوعية زجاجية من نوع البوروسليكات او البولى ايثيلين المتعادل ثم أستخدمت المحاليل الغذائية لتنمية الجذور فيها مع التهوية او اذابة الأوكسجين فيما يعرف Culture Hydroponics وبالرغم من أنها بدأت للدراسة فقط الا أنها تطورت لتصبح وسيلة من وسائل الزراعة الغير تقليدية خاصة لانتاج النباتات البستانية مثل الخضروات ونباتات الزينة وبعض نباتات الفاكهة وذلك داخل الصوب الزراعية فى المناطق القاحلة او تحت الاقبية او فى الحدائق المنزلية أو فوق أسطح المنازل .



( الشكل ١٣ ) يوضح الزراعة فى الاوساط الغير تقليدية والمعروفة Hydroponics

والمستخدمة فى الصوب والحدائق المنزلية وفوق أسطح المنازل .

تأتى الخطوة التالية وهى تحضير المحاليل المغذية التى تحتوى على العناصر الغذائية الضرورية بكميات كافية تلائم النبات النامى وبنسب معلومة وفى حالة اتزان (تساوى عدد الكاتيونات مع عدد الأنيونات) وبالطبع لا يوجد محلول مغذى يصلح

لجميع النباتات لاختلاف الاحتياجات الغذائية من نبات الى آخر واختلاف حاجه النبات من مرحلة الى أخرى ولكون النبات الندى كائن حى فأن له اختيارية فى الامتصاص وهو ما يجعل بعض النباتات تلائمها بيئة دون غيرها.

يجب تغيير المحلول الغذائى من آن الى آخر للأسباب التالية:

٠١ بقاء المجموع الجذرى في المحلول الغذائى لفترة طويلة يغير من تركيز العناصر به ويخل توازنها.

٠٢ امتصاص الماء منها يزيد الضغط الاسموزى للمحلول المتبقى.

٠٣ تغير pH المحلول نتيجة تنفس الجذور وخروج ثانى اكسيد الكربون الذى يتحول الى حمض الكربونيك الذى يعمل على تعديل الرقم الايدروجينى وهو ما يدعونا الى تغيير المحلول من آن الى آخر.

٠٤ غسل أحواض الزراعة حتى لا تنمو فيها الفطريات.

ثالثاً: دراسة اعرض نقص العناصر على النبات :

دراسة نقص العناصر وسيلة لتحديد حاجة النبات للتغذية الا انها طريقة غير سليمة للاعتبارات التالية:

٠١ أعراض نقص عنصر ما ليست متشابهة فى جميع النبات بل تختلف من نبات الى اخر وان وجدت أعراض عامه مشتركة.

٠٢ تختلف أعراض نقص العنصر فى النبات الواحد من طور نمو الى اخر.

٠٣ فى حالة نقص أكثر من عنصر يصعب تحديد الأعراض حيث تتداخل مظاهر الأعراض للعناصر وأيهما هى المسببة للأعراض وتحتاج المسئلة الى خبرة

عالية وفي نفس الوقت لا يعتمد عليها بدقة في تعويض النقص في تغذية العناصر.

٤- هناك تأثيرات متبادلة للعناصر وتأثيرها على بعضها.

٥- تشابة أعراض نقص العناصر مع أعراض نقص الري أو أضرار الشرس بالمبيدات الحشرية والمرضية ، وأعراض سوء الأحوال الجوية.

### الأعراض العامة لنقص العناصر الغذائية على النباتات :

أولاً : أعراض نقص تظهر على النبات كله :

أ. إذا كان المجموع الخضرى أخضر فاتح فى الأوراق العليا وبالنزول نجد الأوراق صفراء، أما الأوراق السفلية فنجدها بنية اللون. وعلى الأرض نجد أوراق ميتة وملقاء على الأرض. فيكون ذلك نقص عنصر النيتروجين يرجع الأصفرار الى هدم الكلوروفيل وقد تظهر الألوان الأرجوانية على الأعناق بعد اختفاء الكلوروفيل فتظهر لون صبغات الانثوسيانين.

ب. إذا كان المجموع الخضرى ذو لون أخضر داكن مع وجود نقط حمراء فى الأوراق العلوية وعند النزول على النبات نجد الأوراق ذات لون بنى مخضر وبالنزول أكثر نجد الأوراق لونها اسود . أما الأوراق المسنة فتموت وتقع على الأرض فتكون هذه أعراض نقص الفسفور.

ثانياً : أعراض نقص تظهر على الأوراق السفلى وتظل الأوراق العليا سليمة:

١- الأوراق العلوية سليمة والسفلية صفراء وعليها بقع من انسجة ميتة بنية . فيكون نقص العنصر متوقف على مكان البقع الميتة:-

- إذا كانت البقع الميتة البنية على حواف الورقة يكون النقص هو البوتاسيوم.

- اذا كانت البقع الميتة الالبنية بين العروق بنصل الورقة يكون النقص هو الزنك.
- ب- اذا كانت الأوراق السفلية صفراء بدون بقع ونصل الورقة ملتف على بعضها وتأخذ شكل الطبق ، يكون أعراض النقص هو الماغنسيوم.
- ثالثا : أعراض نقص تظهر على الأوراق العليا وتظل الاوراق السفلية سليمة :
- أ- تظهر الأعراض على الأوراق العلوية والبرعم الطرفي يظل حيا.
- الأوراق خضراء داكنة مع ذبول الأوراق العلوية بدون اصفرار والنصل منحني فتكون هذه أعراض نقص النحاس
- الأوراق صفراء مع تواجد بقع متحللة بوضع منتظم في شطرى الورقة فيدل ذلك على نقص المنجنيز.
- الأوراق صفراء وبدون بقع والعرق الوسطى أخضر فاتح فيكون النقص للكبريت
- الأوراق صفراء وبدون بقع والعرق الوسطى أخضر داكن فيكون النقص الحديد
- ب- تظهر الأعراض على الأوراق العلوية والبرعم الطرفي ميت .
- الأوراق الطرفية تأخذ شكل خطاف مع تفصيل النصل فتكون الأعراض لنقص الكالسيوم .
- الأوراق الطرفية سليمة أما قاعدة نصل الورقة تأخذ اللون الأخضر الغامق وعليها نقط حمراء نتيجة ظهور صبغة الأنثوسيانين نتيجة ضعف عمليات التمثيل الكربوهيدراتي فيكون ذلك عرض نقص البورون.

## أهمية العناصر وتواجدها :

## النيتروجين :

يدخل النيتروجين في تركيب جزئى البروتين حيث يدخل أولاً فى صورة مجموعة أمين بتركيب الحمض الأمينى وعلية فهو يدخل فى تركيب كل المركبات التى تتكون منها الأحماض الأمينية مثل الانزيمات الذى يشكل البروتين الجزء الأساسى فى بنائها كما يدخل النيتروجين فى بناء الأغشية الخلوية حيث تحتوى على جزء بروتينى ، كما يدخل فى بناء الأحماض النووية لوجود القواعد النيتروجينية فى تركيبها مثل قواعد البريميدين والبيورين ، كما يدخل فى بناء المرافقات الانزيمية لأنه يدخل فى بناء الفيتامينات وهى الشق النشط فى المرافق الأنزيمى ، كما يدخل النيتروجين فى البورفيرينات التى تكون مركبان غاية فى الأهمية للنبات الأول هو جزئى الكلوروفيل الهام لعملية التمثيل الضوئى والثانى فى تكوين السيتركرومات اللازمة لأتمام عمليات التأكسد الطرفى فى التنفس التى تقوم بدور مضخة لامتصاص الايونات من التربة اثناء الامتصاص النشط للأملاح ، كما يدخل النيتروجين فى بناء المركبات الحاملة للطاقة والمالحة لها مثل ATP .

## الفوسفور :

يوجد كمكون أساسى للأحماض النووية التى تحتوى على شق قاعدى هو القواعد النيتروجينية وسكر خماسى وحمض الفوسفوريك ، كما يدخل الفوسفور فى تكوين الفوسفوليبيدات والمرافقات الانزيمية مثل NAD, NADP كما يدخل فى بناء المركبات الغنية بالطاقة مثل ATP .

## البوتاسيوم :

لا يدخل البوتاسيوم فى تركيب أى مركب من مركبات الخلية النباتية أو من المركبات العضوية بالنبات الا أنه له دور هام جدا فى فسيولوجية النبات منها :

- للبوتاسيوم دور فى فتح وغلق للثغور وبالتالي فهو المتحكم فى التوازن المائى داخل النبات .

- البوتاسيوم منشط أساسى للأنزيمات المصاحبة لتمثيل الروابط البيبتيدية فعند نقصه يضعف تكوين البروتين مما يؤدى الى تراكم الكربوهيدرات والذى كان يجب أن يستهلك فى بناء البروتين " حيث أن البروتين يتكون من هيكل كربونى يأتى من الكربوهيدرات فى صورة الأحماض الكيتونية التى يتم تركيب مجموعات الأمين عليها " .

- يعمل كمنشط لعدد من الأنزيمات التى تصاحب تمثيل الكربوهيدرات وتجد أن السيادة القمية تختفى عند نقص البوتاسيوم .

- يعتبر البوتاسيوم وزير المواصلات داخل النبات فهو المنظم لحركة الذائبات بدأ بالماء الحر الى الكربوهيدرات من الأوراق والى الثمار والأزهار والدرنات لذلك نقصه يؤدى حتما الى نقص المحصول وتساقط الأزهار والثمار لنقص المدد الكربوهيدراتى والهرمونى الذى يساعد البوتاسيوم على نقله .

#### الكالسيوم :

يدخل فى تركيب الصفیحة الوسطية التى تتربك كيميائيا من بكتات الكالسيوم وهو هام لتكوين الاغشية الخلوية ، وقد اقترح أن الكالسيوم يشترك فى تنظيم الكروماتين على المغزل أثناء الانقسام المیتوزى وينشأ الانقسام الشاذ نتيجة نقص الكالسيوم ، كما وجد أن له دورا فى تنشيط لبعض الانزيمات مثل Adenozine Arigenen kinase , triphosphatase

### لكبريت :

يدخل فى تركيب البروتين فى صورة الأحماض الأمينية الحاملة للكبريت مثل  
 سيستئين و السيستين والميثيونين ، كما يقوم الكبريت بالربط بين البروتينات عن طريق  
 رابطة ثنائية الكبريتيد ، كما يدخل الكبريت فى بعض الفيتامينات مثل البيوتين والثيامين  
 والمرافق الانزيمى أ . كما أن الكبريت يمثل المركز النشط لكثير من الأنزيمات التى  
 يكون احدى مراكزها مجموعة السلفهيدريل وله دور فى التمثيل الضوئى وأيض  
 لنيتروجين .

### ماغنسيوم :

هو من مكونات الكلوروفيل ، كما يدخل فى تنشيط العديد من الأنزيمات أثناء  
 الأيض الكربوهيدراتى وهو منشط للأنزيمات التى تصاحب تمثيل الأحماض النووية  
 ويعتقد ان دورة التنظيمى يكون من خلال ارتباطه بكل من ATP والأنزيم ليكون معقد  
 خلبى (الأنزيم ، المغنسيوم ، البيروفوسفات) . فى بعض الحالات يحل المنجنيز  
 محل المغنسيوم كمعاون انزيمى كما يقوم بدور العامل المساعد فى تفاعلات تثبيت ثانى  
 أكسيد الكربون لكل من انزيمى Phospho enol pyruvate carboxylase ،  
 Ribulose 1,5 diphospho carboxylase وقد يكون هو عامل الربط لدقائق  
 اريبوزومات عند تكوينها للبروتينات أثناء عملية الترجمة .

### حديد :

يدخل الحديد الى النبات فى صورة حديدك الا أن الصورة النشطة هى الحديدوز  
 حيث يدخل فى تركيب السيتركرومات . تلك المركبات التى تساهم فى انسياب  
 الإلكترونات فى الميتوكوندريا أثناء التنفس الطرفى أو أثناء انتقال الإلكترون من النظام  
 اصبغى الأول وهى يرجع الإلكترون مرة أخرى خلال الأكسدة الضوئية الدائرية  
 Cyclic photophosorelation ويصاحب الحديد أنزيمات تمثيل الكلوروفيل الذى

يعتمد في تمثيلة على المغنسيوم أو الحديد كما يوجد الحديد في كل مكونات الفلافوبروتين .

#### المنجنيز :

هو عنصر من العناصر الصغرى يقوم بدور العامل المساعد لأنزيمات في عمليات التنفس وأيض النيتروجين فهو على سبيل المساعد Co-factor لأنزيم Malic dehydrogenase بدور كـبريس ، وكذلك Oxalasuccinic decarboxylase كما يلعب دورا في اختزال النترات حيث يعمل كمعادن أنزيمى لأنزيم Nitrate reductase وأنزيم hydroxylamine reductase كما أن له دور في هدم أو أكسدة الأوكسين الطبيعي حيث يعمل كمعاون أنزيمى لأنزيم oxidase indole-3- acetic acid كما يدخل في انتقال الألكترون من الماء الى الكلوروفيل في تفاعلات الضوء للتمثيل الضوئى .

#### البورون :

يلعب دور في انتقال الكربوهيدرات داخل النبات . حيث يكون مع الكربوهيدرات معقد بوراتى يسهل الانتقال عبر الأغشية الخلوية لذلك فنقصه يسبب أعراض مشابهة لنقص أعراض السكر وهى موت القمم النامية والجذور وتساقط الأزهار وهى الأعضاء النشطة أيضا لم تثبت ان له دورا آخر غير انتقال السكريات حتى الآن .

#### الزنك :

يلعب الزنك دورا أساسيا في تمثيل الترتوفان وهو منشأ الأوكسين وبالتالي في تمثيل الأوكسين الطبيعي في النبات . كما يساعد على تفاعل السيرين مع الأندول لتكوين الترتوفان . كما ان له دور منشط للعديد من الأنزيمات مثل Carbonic anhydrase



الذى يحلل حمض الكربونيك الى ثانى أكسيد الكربون والماء كما ان له دور مع أنزيمات الأكسدة والأختزال . وفى الأنزيمات الناقلة الفوسفات مثل Hexose kinase

كما يدخل الزنك فى تكوين أصابع الزنك فى عوامل النسخ المسئولة عن البحث عن صندوق TATA والتي تحدد أماكن نسخ الجينات لإنتاج البروتينات فى عملية الترجمة والنسخ وتكوين الجديد من mRNA .

النحاس :

يعمل النحاس كمكون لأنزيمات Phenolases, Ascorbic acid oxidase كما أنه يعمل كحامل للإلكترون فى عمليات التمثيل الضوئى كما تحتوى البلاستيدات الخضراء على بروتينات بها نحاس تسمى Plastocyanin

أما الدور الأساسى فهو عمليات الأكسدة والأختزال التى تقوم بها مجموعة انزيمات Phenolases والتى تحرر الفينولات كمادة مقاومة ومهاجمة للكائنات الممرضة وعند الإصابة الحشرية فهى بمثابة الجهاز المناعى لحماية النبات .

المولبيدنيوم :

يلعب دورا هاما فى تثبيت غاز النيتروجين ، كما يلعب دورا هاما فى أختزال النترات لتكوين النشادر واللازم لتكوين الأحماض الأمينية أثناء تمثيل البروتين .

أمتصاص العناصر الغذائية :

كما سبق الإشارة اليه توجد العناصر الغذائية فى التربة أما فى صورة مركبات معدنية أو عسوية ذائبة فى محلول التربة على صورة أيونات موجبة المشحنة الكهربائية تعرف بالكاتيونات مثل ص<sup>+</sup> ، يد<sup>+</sup> ، بو<sup>+</sup> ، كا<sup>++</sup> ، مغ<sup>++</sup> ، ح<sup>+++</sup> ، نج<sup>++</sup> ، ز<sup>+</sup> او فى صورة ايونات سالبة تعرف بالانيونات مثل ن<sup>-</sup> ، كب<sup>-</sup> ، أيد<sup>-</sup> ، يدك<sup>-</sup> ، وقد يمتص العنصر فى صورة مخليبة .

تتحول العناصر الغذائية من صورتها الصلبة سواء كانت على معدن الصخر أو مضافة عند التسميد في صورة سماد ملحي الى الصورة السائلة بثلاث اليات هما

### ١- الإذابة ٢- التبادل ٣- الخلب

١- الإذابة حيث تذوب الأملاح بالتربة في الماء ويساعد الإذابة ارتفاع درجة حرارة التربة وكلما توفر ثاني أكسيد الكربون تحول لحمض الكربونيك المانع للأيدروجين البديل الذي يساعد الأملاح التي لا تذوب الا في الوسط الحمضي .

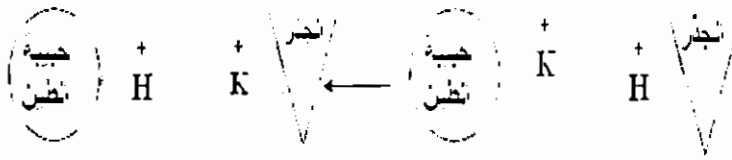
٢- التبادل حيث تتبادل الأيونات المدمصة على أسطح الغرويات سواء كانت معادن الطين الغروية أو المادة الدبالية بالتربة مع الأيونات المذابة في محلول التربة مثل أيونات الأيدروجين الناتجة من حمض الكربونيك لتتبادل بدورها مع أيونات الأيدروجين الموجودة على أغشية خلايا الجذر والناتجة من مضخة السيستوكروم لتتمكن الأيونات من الدخول للجذر .

٣- الخلب وهو اتحاد أنيون عضوى مع كاتيون معدنى فيسر امتصاصه دون التعرض للتنشيط أو الامصاص على أسطح الغرويات فلا يتأثر بظروف الأكسدة والاختزال بالتربة مثل اتحاد انيون الحديدوز الميسر  $Fe^{++}$  مع انيون الطرطريك فيصبح الحديدوز في صورة مخلبية ولا يتحول الى الحديدك  $Fe^{+++}$  الغير ميسر للامتصاص .

### الانتقال Translocation .

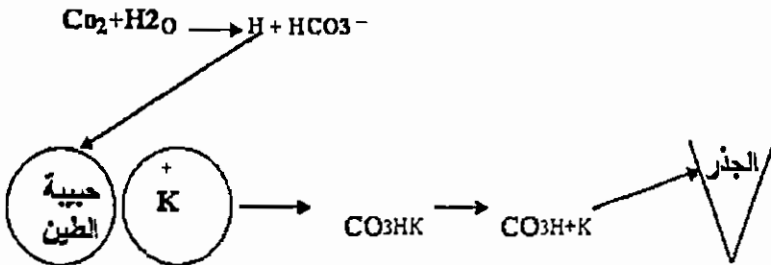
١- يتم الانتقال من التربة إلى الجذر بطريقتين:

أ- التبادل بالتلامس :



يتم انتقال الأيون من حبيبة الطين إلى الجذر بدون تدخل الكتروليتات حرة أي أن الأيون قد يدمص على جذور النبات بدون أن يحتاج للذوبان أولاً في محلول التربة فالأيون إلكتروستاتيكيًا على الجزيء الصلب مثل حبيبة التربة أو جذر النبات لا يكون ممسوكاً بقوة شديدة بل يكون مفصلاً عنه بفراغ معين ولو صفر . فلو أن جزيئان مدمصان (الجذور و حبيبة التربة) كانا بالقرب الكافي فإن الفراغ الفاصل بين الأيون الممتص على أحد الجزيئات قد يتدخل مع الفراغ الفاصل لأيون ممتص على حبيبة أخرى وبالتالي قد يحدث تبادل للأيونات على الحبيبات يمتص النبات الأيونات بواسطة مجموع النبات الجذري بواسطة عدة آليات للامتصاص .

ب- نظرية حمض الكربونيك :



يقوم محلول التربة بدور هام حيث يكون هو وسط التبادل الأيوني بين الجذر وحبيبة التربة وحسب هذه النظرية فإن ك<sup>+</sup> الناتج من تنفس الجذور يتحول في التربة إلى حمض كربونيك بعد اتصاله بمحلول التربة وهنا يتحلل إلى كاتيون يد<sup>+</sup> وانيون يد<sup>-</sup> ك<sup>+</sup> وبينما ينتقل أيون الأيدروجين إلى حبيبة التربة يتحرر أحد الكاتيونات المدمصة

عليها ويدخل إلى الجذر كأيونات في محلول التربة أو محمولاً في صورة بيكربونات .  
تدخل الأيونات إلى خلايا البشرة عن طريق الامتصاص السلبي والانتقال النشط  
معاً . حيث يدخل إلى الحيز الظاهري الحر بالامتصاص السلبي ثم ينتقل بالانتقال  
النشط إلى الحيز الداخلي Inner space .

### الامتصاص السلبي Passive Absorption :

يحدث الامتصاص عن طريق الاتصال المباشر بين حبيبات التربة أو محلولها  
والمجموع الجذري وكثيراً ما لوحظ أنه عن نقل أنسجة النبات من وسط يحتوي على  
تركيز منخفض من الأملاح إلى وسط يحتوي على تركيز ملحي مرتفع فإنه يحدث  
امتصاص uptake سريع للأيونات أي تنتقل الأيونات من الوسط الأكثر تركيزاً إلى  
الوسط الأقل تركيزاً داخل النبات حتى يحدث الاتزان عندما يتساوى نشاط الأيون في  
جميع أجزاء المحلول الداخل والخارج ويسمى ذلك بالانتشار البسيط Simple  
diffusion ويعقب ذلك فترة من الامتصاص البطيء المستقر والذي يخضع للنشاط  
الأضيائي والامتصاص الأول السريع لا يتأثر بدرجة الحرارة ولا بمثبطات التمثيل  
الغذائي أي أن الطاقة الأيضية لا تتدخل في هذه الخطوة ولو أعيد النسيج بعد ذلك إلى  
وسط ذو تركيز منخفض من الأملاح فإن بعض الأيونات الممتصة سوف تخرج إلى  
الوسط الخارجي وبعبارة أخرى فإن جزء من الخلية أو النسيج المغمور في المحلول  
الملحي سوف يكون معرضاً لخروج الأيونات منه بطريقة حرة حتى يتم حدوث توازن  
بين الأيونات بصورة ما داخل وخارج الخلية أو النسيج والمحلول الخارجي وهذا  
الجزء من النسيج المسموح له بالخروج الحر للأيونات يرمز له باصطلاح الحيز  
الخارجي Outer space وهو بصفة عامة يعتبر جدار الخلية وجزء من السيتوبلازم .

## العوامل المؤثرة على الامتصاص السلبي :

١- التبادل الأيوني Ionic adsorption exchange

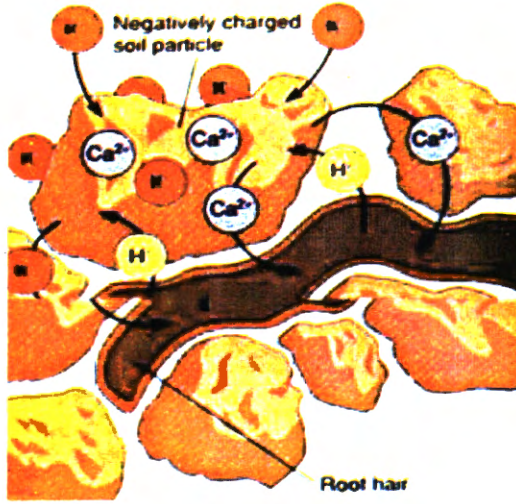
٢- توازن دونان Donnan equilibrium

٣- الانسياب الكتلي Mass Flow

٤- تبادل الأيونات بالتلامس The contact Exchange

## ١- التبادل الأيوني Ionic adsorption exchange :

الكاتيونات الممسوكة على غرويات التربة يلزم لكي تترك السطوح الغروية أن تتبادل مع كاتيونات أخرى وتلك الكاتيونات الأخرى لها مصدران :١- الكاتيونات الحرة في محلول التربة ٢- الأيدروجين الخارج من سطوح جذور النبات ومن ناحية أخرى فقد يكون أيدروجين الجذور ممسوكا هو الآخر على السطوح الفعالة لهذه الجذور على نقط خاصة على هذه السطوح تعرف بمراكز التبادل ولكي يصل هذا الأيدروجين الى كاتيونات التربة المتبادلة على أسطح الطين لابد ان يتبادل أولا مع الكاتيونات الحرة في المحلول الأرضي لذلك ظهر ما يعرف بنظرية ثنائي أكسيد الكربون وملخصا أن ك حول الجذور والناتج من تنفسها او من تنفس الكائنات الحية الدقيقة الموجودة في التربة عند ذوبانه في الماء يتحول الى حمض الكربونيك الذي يتأين الى كاتيونات الأيدروجين وأنيونات البيكربونات ثم يتبادل الأيدروجين مع الكاتيونات الغذائية المدمصة على أسطح غرويات التربة فتتساب في محلول التربة ليتمصها الجذر بالانتشار البسيط تبعا لتدرج التركيز او تتبادل الكاتيونات على أسطح أغشية الجذر مع الأيدروجين الخارج من الجذور من خلال مضخة السيوكروم وعند امتصاص الكاتيونات يخرج بدلا منها أنيونات أيد - والتي تتبادل بدورها مع انيونات أخرى مثل الكبريتات او النترات... الخ وعادة يحدث التبادل الايوني بين الأيونات المتماثلة في الشحنة او يتبادل أيونين أحادي التكافؤ مع أيون ثنائي التكافؤ.



(الشكل ١٤) يوضح التبادل الكاتيوني بين الكاتيونات المدمصة على حبيبات الطين واليدروجين المدمص على الشعيرات.

وظهرت معارضة لتلك النظرية حيث أن لو فرض أن الامتصاص يتم بالآلية السابقة فيجب بناء على ذلك أن يكون من معلق الطين يساوي الامتصاص من مستخلص هذا المعلق الناتج من تشبعة بغازك أ، إلا أنه اتضح أن الامتصاص من المعلق يزيد كثيراً على الامتصاص من مستخلص حمض الكربونيك لهذه المعلقات وقد فسر هذا النقص عن طريق نظرية تبادل الأيونات بالتلامس.

## ٢- توازن دونان : Donnan equilibrium

يتم الاتزان ويقف الامتصاص تبعاً لتلك النظرية إذا كان حاصل ضرب التركيز الجزئي للكاتيونات والأنيونات في جانب من غشاء ما يساوي حاصل ضرب تركيزها في الجانب الآخر . فلو أن الغشاء كان منفذاً للكاتيونات والأنيونات سوف تنتشر من المحلول الخارجي مخترقة الغشاء حتى تصل إلى حالة استقرار ويكون الوضع متوازن كهربياً إلا أن هناك حاجة إلى كاتيونات إضافية لمعادلة الشحنة السالبة للأنيونات المثبتة على السطح الداخلي للغشاء وعلى ذلك فإن تركيز الكاتيونات سوف يكون أعلى في

المحلول الداخلي وسوف يكون أقل من تركيزها في المحلول الخارجي . وهذا يمكن أن يفسر تراكم الأيونات عند وجود تدرج في التركيز وظهور حالات الاستقرار أو التعادل بدون تدخل الطاقة التمثيلية.

### ٣- الانسياب الكتلي Mass Flow :

يتسبب الماء الخارج من الثغور في سحب تيار من الماء يبدأ من الثغر وينتهي إلى الجذر ثم محلول التربة وهذا التيار يتسبب في زيادة امتصاص الأيونات إما بصورة غير مباشرة عن طريق تحريك الأيونات بعد خروجها من أوعية الخشب مما يتسبب في زيادة نشاط الامتصاص الأيوني أو بصورة مباشرة بانسياب تيار الماء حاملا الأيونات من المحلول الأرضي خلال الجذور إلى الأفرع وقد تأيد تلك النظرية بتعريض الجذور لضغط هيدروستاتيكي فكانت النتيجة زيادة الأيونات الممتصة .

### ٤- تبادل الأيونات بالتلامس The contact Exchange :

فسر تلك النظرية القصور في امتصاص الكاتيونات عن طريق نظرية ك<sup>٢</sup> فالامتصاص يتم أحيانا بدون وجود الكاتيون في محلول التربة أو عند pH مناسب ليحدث الامتصاص نتيجة لفرق الجهد ولكن تستطيع الجذور أخذ الكاتيونات مباشرة دون المرور بالمحلول الأرضي فكل أيون مدمص له حقل يتذبذب فيه Field Oscillation فإذا تداخل مع مجال ذبذبة لأيون آخر مدمص على سطح غروى آخر أو على أسطح الأغشية السيتوبلازمية للجذور فانه يحدث التبادل وبهذا يمكن أن تنتقل الأيونات مباشرة من حبيبة الطين إلى الجذر حيث أن الجدار السليولوزي ليس خاملا لارتباطه بمجموعة حامضية والجدار السليولوزي غير نقي لتخلل المسافات البينية له باللجنين والمواد البكتينية والتي لها خواص تبادلية.

## الانتقال النشط :

لوحظ أن امتصاص الأيونات يحدث بدون تدخل الطاقة الأيونية إلى حد معين ثم يستمر بعد ذلك بصورة لا يمكن لنظريات الامتصاص السلبي تفسيرها وهذا الامتصاص التالي يحدث فيه تراكم للأيونات ضد تدرج التركيز ويتم تثبيطه عندما يكون النشاط الأيضي للنبات مثبطا بلخراة المنخفضة أو تركيز الأكسجين المنخفض أو المثبطات الأيضية ..... إلخ . وهنا يمكن افتراض أن التراكم الأيوني في النبات يحتاج إلى طاقة أيضية وانتقال الأيونات بالاستعانة بالطاقة التمثيلية ويرمز له باصطلاح الامتصاص النشط Active Transportation عن طريق حوامل Carrier موجودة في الأغشية الخلوية.

## ما هو الحامل Carrier Concept ؟

أعتقد البعض أن هناك ممرات خلال المنطقة بين الحيز الخارجي والداخلي للخلية لا تكون منفذة للأيونات الحرة تحتوي على حوامل منخفضة هذه الحوامل ترتبط مع الأيونات في الحيز الخارجي ثم تتخلص منها في الحيز الداخلي وأكثر ملامح نظرية الحوامل أهميه هو افتراض وجود معقد الحامل والأيون وهو مركب يمكنه التحرك خلال الغشاء الغير منفذ السابق ذكره وعند تتحرك الأيونات ولا تستطيع الحامل الحركة مره أخرى للخارج وعلى ذلك يتم تراكمها بينما يعود الحامل فارغا . وهناك ثلاث خصائص تزيد بشده صق مفهوم الحوامل :

## ١- تبادل النظائر Isotopic Exchange :

وجد أن الأيونات الممتصة امتصاصا نشيطا تكون غير قابله للتبادل مع الأيونات من نفس النوع في الحيز الخارجي أو الوسط الخارجي وقد لوحظ ذلك باستخدام النظائر المشعة مما يدل على أن الغشاء ذو مناعة مرتفعه للأنتشار الحر للأيونات



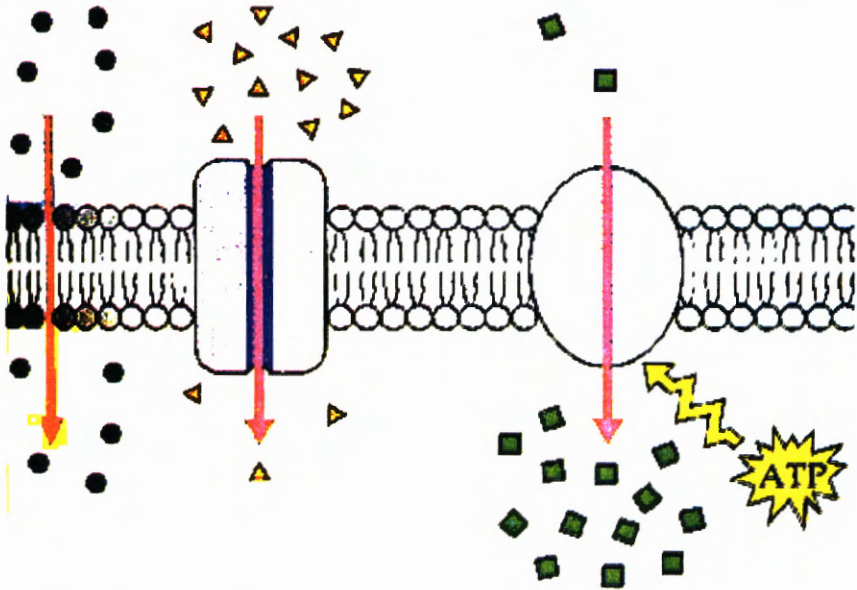
وحيث أن الأيونات تمتص فإن حركتها خلال الغشاء يجب أن تمر بواسطة وسيط هو الحوامل .

وقد تم دراسة امتصاص الكبريت المعلم كب<sup>٣٥</sup> بواسطة جذور الشعير ووجد أن الكمية الممتصة يمكن أن تفصل إلى جزئين :

١- كمية تمتص بالانتشار

٢- كمية تمتص بالامتصاص النشط .

كما وجد أن الكمية الممتصة بالانتشار يمكن أن تخرج عند غمر النسيج في الماء خروجاً حراً بينما الكمية الممتصة امتصاصاً نشيطاً لا تخرج إلى الماء كما لا يمكنها التبادل مع أيونات كبريت عادية في محلول كبريت غير مشبع .



الامتصاص النشط الانتشار بالمساعدة      الامتصاص النشط الانتشار خلال الأغشية الدهنية

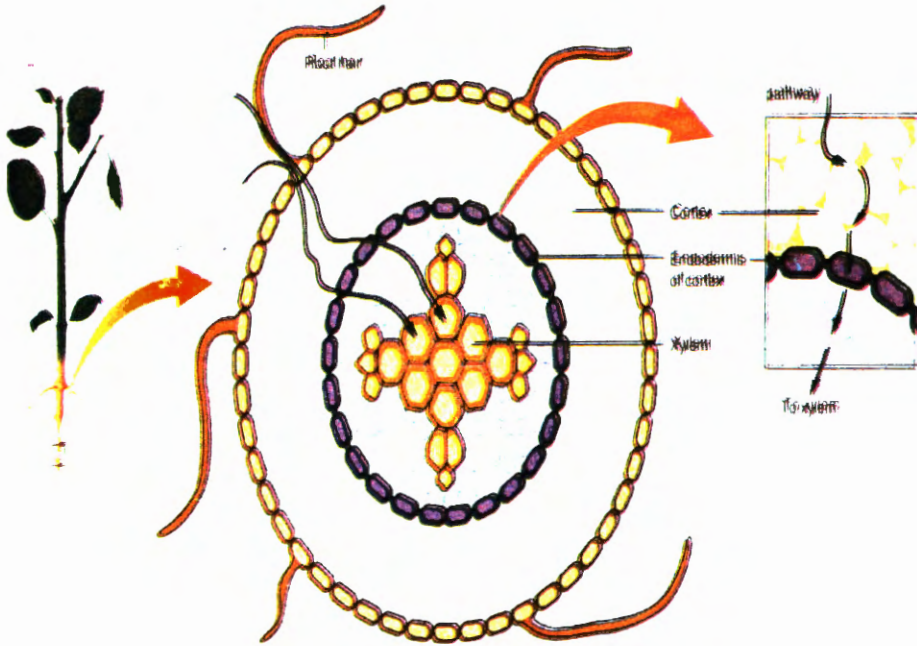
(الشكل ١٥) يوضح أنواع الامتصاص حيث يمتص النبات مغذياته بطريقتين اما امتصاصا سلبيا او امتصاصا نشطا .

## ٢- التشبع Saturation :

الامتصاص يقف عند حد معين أو عند نقطة التشبع عندها تكون جميع المواضع النشطة على الحوامل ممتلئة ، وهي حالة متشابه لتأثير التشبع المعروف في التفاعلات الأنزيمية ، وهناك حقيقة تقول أن مستوى المعدل الأقصى للامتصاص يمكن أن يستمر لفترة طويلة نسبيا يؤيد وجود عدد محدود من الحوامل العاملة بأقصى كفاءه بمعنى أن المواضع النشطة على الحوامل تكون مشغولة طول الوقت . وبمجرد أن يتخلص أحد الحوامل من الأيون في الحيز الداخلي فانه في الحال يتم انشغاله بأيون آخر من منطقة الحيز الخارجي للنسيج وعلى ذلك فانه عند نقطة التشبع تظل الدورة مستمرة ولا يمكن أن تعمل بسرعة أكبر لو أن تركيز الأملاح تزايد .

## ٣- التخصص Specificity :

الجذور تمتص الأيونات اختياريًا بمعنى أن معدل امتصاص الأيونات يختلف كما يختلف معدل تراكمها في أنسجة الجذور مما يؤيد وجود الحوامل المتخصصة Specificity Carriers هذه الخاصية ترتبط بالأيونات ذات السلوك الكيميائي الغير متشابه إلا أنها لا تظهر مع الأيونات المتشابه أو تكون ضعيفة الأثر فمثلا الكاتيونات الأحادية مثل البوتاسيوم والسيزيوم والروبيديوم تتنافس مع بعضها على نفس موضع الالتحام على الحامل أي أن معدل امتصاص الروبيديوم يمكن أن يخفض بإضافة مزيد من البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذي وزيادة تركيز الروبيديوم يوم يمكن أن يتلاشى الأثر المثبط للكاتيونات الأخرى ومما يؤيد وجود مواضع الالتحام مختلفة أن وجود زيادة من الصوديوم لا ينبط امتصاص الروبيديوم ، كذلك فإن السليينات تثبط امتصاص الكبريتات بينما لا تؤثر على امتصاص انفوسفات أو النترات . وهي حالة تتشابه أيضا مع علاقة الأنزيم لميسترات حيث يفسر على أساس انتقال المواضع الفعالة في الأنزيم .



(الشكل ١٦) يوضح قطاع عرضي في جذر من ذوات الفلقتين

### ميكانيكية الامتصاص النشط :

هناك ميكانيكيتان محتملتان لعمل الحوامل :

#### ١- مضخة السيوكروم Cytochrome Pump :

لاحظ Hoagland وآخرين أن غمر النسيج في محلول محلي يتسبب في زيادة معدل التنفس وهو ما يسمى بالتنفس الملحي وأن امتصاص الأملاح يعتمد على التنفس وهو ما قاد Lundagardh 1950 إلى نظرية تصيغ العلاقة السابقة ومحتواها هو أن الامتصاص يحدث من خلال السيوكروم أو أكسيديز هذا بالإضافة إلى أن السيوكروم قد

يكون حاملا للأيونات وقد تأكد من ذلك عندما وجد أن الامتصاص يثبط بتنشيط التنفس بمثبطات السيتركروم أو أكسيدير فالحديد بالسيتركروم يغير تكافؤه من ثلاثي والعكس فإذا كان ثلاثي  $^{+++}$  يأخذ الكترول أو انيون سالب ليصبح  $^{++}$  والعكس وأن مصدر الأيدروجين هو الأحماض العضوية الموجودة بجدار الأندوبلاست تحت تأثير أنزيم D:hydrogenase .

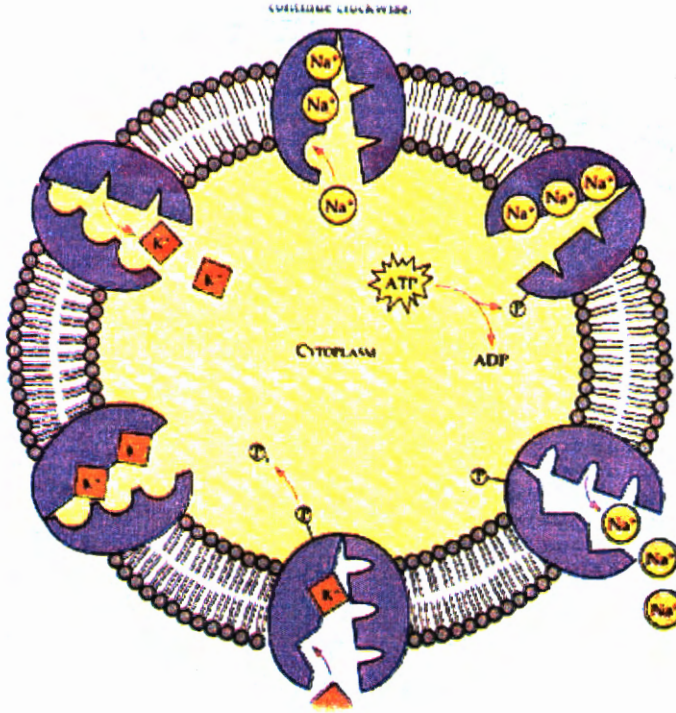
وعلى فإن:

١- امتصاص الأيونات يعتبر مستقلا عن امتصاص الكاتيونات وكلاهما يحدث عن طريق ميكانيكيات مختلفة.

٢- يوجد تدرج في تركيز الأكسجين من السطح الخارجي الى السطح الداخلي للغشاء منها عند السطح الداخلي.

٣- الانتقال الفعلي للأيونات يحدث من خلال نظام السيتركروم.

وحيث أن هناك علاقة كمية بين امتصاص الأيونات والتنفس الملحي وهذه العلاقة لا تظهر عند امتصاص الكاتيونات فقد افترض أن أيونات فقط تنقل انتقاليا نشيطا . وتنشط التنفس الملحي وما يترتب عليه من تنشيط امتصاص الأملاح بواسطة أول أكسيد الكربون قادت لاند جارد لأن يفترض أن انتقال الأيونات يتم بواسطة السيتركروم أو أكسيدير وبالتالي فإن السيتركروم قد يكون من الحوامل الأيونية.



(الشكل ١٧) يوضح آلية الامتصاص تبعا لنظرية الحوامل أو نظرية مضخة السيوكروم التي تفترض وجود حامل ينشط ATP يغير من شكله فينفتح على الخلية من الداخل ليمتص منها الصوديوم ثم يغير من شكله ليفرز الصوديوم خارجها ويمتص بدلا منه البوتاسيوم أو أي كاتيون آخر ثم يغير شكله مرة أخرى ليتمكن من إفراز الكاتيونات داخل الخلية.

### نظرية لاند جارد:

- هناك علاقة بين التنفس وامتصاص الأنيونات
- أن الأنيونات تمتص امتصاصا نشطا.
- أي تثبيط للتنفس الملحي يسبقه تثبيط لامتصاص الأيونات

• امتصاص الأيونات يتم بواسطة السيتوكروم أو الأكسيداز لذلك افترض أن السيتوكروم من الحوامل الأنونييه .

تفسير نظرية لاند جارد :

وطبقا لنظرية لاند جار يتفاعل أنزيم الديهدروجينيز على السطح الداخلي بإنتاج بروتون  $F^+$  والإلكترون  $e^-$  يتحرك الإلكترون إلى الخارج عن طريقي سلسله السيتوكرومات بينما يتحرك البروتون إلى الداخل . وعلى السطح لخارجي للغشاء يتم أكسدة الحديد الذي كان قد اختزل بالسيتوكروم فيفقد الكترون ويتكون أنيون يتحد الإلكترون المتحرر مع بروتون والأكسجين مكونا جزئ ماء وعلى السطح الداخلي يصبح الحديد المؤكسد بالسيتوكروم مختزلا بإضافة الإلكترون الناتج من تفاعل الديهدروجينيز ويحرر البروتون إلى الداخل أثر هذا التفاعل . أما للكاتيونات فإنها تمتص امتصاصا سلبيا لموازنة فرق الجهد الناتج عن تراكم الأنيونات على السطح الداخلي.

الاعتراضات :

رغم أن نظرية الانتقال بالسيتوكروم تعطي صوره واضحة عن كيفية مساهمة الطاقة التمثيلية في امتصاص الأيونات إلا أنها لم تلقى قبولا عاما وواجهت اعتراضات محرجه مثل :

• نلاحظ أن أحد مثبطات الفسفرة الأكسجين وهو مركب يزيد من التنفس وفي نفس الوقت يقلل من امتصاص الأملاح . وذلك يعني أن الفسفرة يجب أن تكون ضمن أي نظريه تفسر تراكم الأملاح .

• كما لوحظ أن الأنيونات ليست هي فقط التي تشجع التنفس لأن أيونات كلا من الصوديوم والبوتاسيوم تشجع التنفس .

• وأخيرا ، لو أن هناك حامل واحد فقط لكل أنيون لكان من المؤكد أن يظهر تنافس بين الأنيونات على شغل موضع الالتحام ولكن على العكس (وكما ذكر من قبل) فإن الأنيونات مثل الكبريتات والنيتروفوسفات لا تتنافس مع بعضها .

## ٢- ميكانيكية الحوامل :

أقترح Bennet - Clark 1956 ميكانيكية الامتصاص النشط للأملاح يستخدم فيها ATP وفيها اقتراح بأن الفوسفوليبيدات قد تكون هامة لانتقال الأيونات خلال الأغشية التي تعتبر غير منفذة ، وفي هذا الانتقال يتم تخليق فوسفوليبيد وهو اللسيثين Lecithin يتحلل مائيا فيما يشبه الدورة فيلقت الأيونات من السطح الخارجي ثم يدخلها عن طريق التحلل المائي إلى الحيز الداخلي وتخليق أحد مكونات هذه الدورة افوسفاتيديدة Phosphatide cycle على الأقل يحتاج إلى ATP .

## العوامل المؤثرة على امتصاص الأملاح :

يتم الامتصاص تحت ظروف متوافقة ومناسبة للنشاط الحيوي والتحولات افيزيائية الحادثة . ولو تغيرت الظروف البيئية فإن الامتصاص يتأثر . وأهم اعمامل هي :

### ٠- درجة الحرارة Temperature :

ارتفاع الحرارة بصفة عامه يسرع الامتصاص السلبي بزيادة الطاقة الكامنة لجزيئات وفي الامتصاص النشط يزيد النشاط إلى درجه مثلى ثم يتناقص مكافئ نشاطك حيوي آخر أي أن لها درجه صغرى ومثلى وعظمى .

### ٢- تركيز أيون الأيدروجين Hydrogen ion Concentration :

زيادة أو نقص التركيز الأيدروجيني لمحلول التربة عن المدى الفسيولوجي يمر بالنشاط الحيوي العام بما فيه الامتصاص . وفي داخل هذا المدى فإن ارتفاع أو

انخفاض رقم pH لا يؤثر إلا في حالة نقص العناصر في التربة بينما يكون تأثيره قليل في وجود وفرة منها . وتحت هذه التحفظات فإن الظروف الحامضية تساعد على توفير الفوسفات الأحادي الصالح للامتصاص . كذلك بتحسين صلاحية البورون للامتصاص في الظروف الحامضية . بينما تكون زيادة القلوية مناسبة لامتصاص الكاتيونات .

### ٣- الضوء Light :

الضوء يساعد على فتح الثغور وعلى التمثيل الضوئي . الثغور المفتوحة تزيد تدفق كتلة الماء في تيار النتج فيشجع الامتصاص . والطاقة المستمرة من التمثيل الضوئي تشجع الانتقال النشط كما أن الأوكسجين الناتج يحسن الظروف المناسبة للامتصاص .

### ٤- التركيز الأكسوجيني Oxygen tension :

الانتقال النشط يثبط في كميات الأوكسجين كما أن الأوكسجين يساعد على امتصاص الفوسفات .

### ٥- الأثر المتبادل Interaction :

وجد أن امتصاص الشعير للبوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم أو الماغنسيوم كما لوحظ أن الكالسيوم يقلل امتصاص البوتاسيوم والبروتين إلى حد معين لو زاد الكالسيوم يزيد الامتصاص مره أخرى . والماغنسيوم يقل امتصاصه بوجود الكالسيوم . كما لوحظ أن البوتاسيوم والروبيديوم والسيزيوم تتنافس على شغل موضع التحام واحد . والباريوم والكالسيوم تتنافس على موضع واحد . وعموما ففي وجود مواضع التحام كافيه لا يظهر هذا التضاد . ولكن يظهر في وجود حوامل شديدة التخصص .



## ٦- النمو Growth :

عموماً فإن الأنسجة الحديثة أو المرستيمية يزيد فيها الامتصاص، ويتطور لنسيج وتغذيته يقلل الامتصاص والمناطق المسبورة على الجذور غير صالحة لامتصاص وزيادة النشاط الأيضي يزيد استهلاك العناصر وبالتالي الامتصاص كما أن لنمو الخضري المتزايد يكون مصحوباً بزيادة تحركات الماء فيزيد الامتصاص.

## تتقال العناصر الغذائية داخل النبات :

تدخل الأيونات إلى خلايا البشرة عن طريق الامتصاص السلبي والانتقال النشط معاً. حيث يدخل إلى الحيز الظاهري الحر بالامتصاص السلبي ثم ينتقل بالانتقال لنشط إلى الحيز الداخلي Inner space وتتحرك داخل خلايا البشرة بحرية حتى تصل إلى نسيج القشرة الداخلي Endodermis حيث تلاقي ما يعيق تقدمها وهو الأشرطة لكسبرية والتحرك خلال خلايا البشرة يكون عن طريق Plasmodia estate أو لطرق البلازميدية بين خلايا البشرة .

يوجد تدرج في تركيزك<sup>٢</sup> المتزايد و ك<sup>٢</sup> المتناقص من القشرة إلى الحزمة الوعائية وبالتالي فإن النشاط الأيضي وبالتالي الامتصاص النشط يقل في المنطقة لمحيط بأوعية الخشب فتتميل هذه المنطقة إلى فقد الأملاح. ونظراً لأن الانتشار لعكسي خلال الحزام الكسبري الغير منفذ يعتبر مستحيلاً فإن ذلك يعني أن هناك اتجاه واحد ووحيد للتخلص من هذه الأملاح وهو الاتجاه إلى داخل أوعية الخشب .

تتحرك الأملاح المتراكمة في أوعية الخشب من الجذر إلى الأفرع ومنها يعاد توزيعها في أنحاء النبات وعموماً فإن هذه التحركات تحدث في الأنسجة الوعائية وباستخدام لعناصر المشعة أمكن تحديد طرق واتجاهات هذه العناصر وهي :-

## ١- الانتقال لأعلى في أنسجة الخشب:

ويتم بواسطة تيار النتج من أسفل الجذر إلى أعلى الساق ، وقد لوحظت هذه الحركة باستخدام عناصر مشعة وتحليق للحاء حيث لوحظ أن الانتقال لأعلى استمر رغم التحليق إلا أنه بدرجة أقل إلى حد ما مما يدل على أن هناك احتمال انتقال لأعلى داخل اللحاء أيضاً .

## ٢- الانتقالات الفرعية للأملاح :

يعتقد أن نسيج الكمبيوم الفاصل بين الخشب والحاء يقوم بتنظيم كمية الأملاح المنقولة لأعلى مع تيار النتج ويساعد على ذلك ما يحدث من تراكم تنشيط للأملاح في أنسجة الكمبيوم ، فلو أن عنصر ما كان موجوداً بتركيز عالي في اللحاء وحدث توازن بين اللحاء والكمبيوم فإن التدخل في مرور هذا العنصر مع تيار النتج يكون ضئيلاً ، ومن ناحية أخرى لو أن هذا العنصر موجود بتركيز منخفض في اللحاء فإن انتقاله من الخشب إلى اللحاء خلال الكمبيوم يكون سريعاً .

## ٣- انتقال الأملاح في اللحاء :

لوحظ في اللحاء حركة ذات اتجاهين : اتجاه لأعلى للأملاح المتساوية من الخشب عن طريق الكمبيوم . واتجاه لأسفل للأملاح الخارجة من الورقة التي تعاود الحركة لأعلى عن طريق اللحاء أو خلال الكمبيوم عن طريق الخشب . وهذه الحركة ذات الاتجاهين Bi- directional للأملاح تكون مميزة لأنسجة اللحاء .

## ٤- انتقال الأملاح إلى خارج الورقة :

لوحظ أن أوراق النبات المتساقطة تحدث حركة للأملاح قبيل التساقط إلى خارج الورقة حيث تخرج بعض العناصر مثل النيتروجين والبوتاسيوم ولفوسفات والكبريت . وتحت ظروف خاصة قد يخرج الحديد والماغنسيوم بينما لا يخرج عناصر أخرى مثل الكالسيوم البورون والمنجنيز والسليكون .

والمواد الخارجة من الورقة تظهر أولاً في اللحاء حيث تتحرك لأسفل ثم تتحرك حركة فرعية خلال الكمبيوم إلى الخشب وهنا تتحرك لأعلى في الخشب ولأعلى وأسفل في اللحاء . وقد يتحرك الفوسفور من الأوراق السفلية لأسفل إلى الجذر بينما يتحرك لفوسفور من الأوراق العلوية لأعلى في الساق . وتستقبل الأوراق الصغيرة هذه لعناصر وتلاحظ هذه الظاهرة مثلاً عند نقص النيتروجين والفوسفور في التربة فإن لأعراض تظهر أولاً على الأوراق السفلى حيث تهجر منها العناصر إلى الأوراق الأصغر التي يتأخر ظهور أعراض النقص عليها .

## مراجع مختارة :

- 1- Asher, C. J and Edwards, D. G.(1983) : Modern solution culture techniques . In Inorganic Plant Nutrition (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 15B), A.Läuchli and R. L. Bielecki, eds., Springer, Berlin, pp. 94-119 .
- 2- Bloom, A. J. (1994) : Crop Yield, K. J. Boote, J. M. Bennett, T. R. Sinclair, and G. M. Paulsen, eds., Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI, pp. 303-309 .
- 3- Bloom, A. J.; Jackson, L. E. and Smart, D.R. (1993) : Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone . Plant Cell Environ. 16: 199-205 .
- 4- Bret-Harte, M. S. and Silk, W. K. (1994) : Nonvascular, symplasmic diffusion of sucrose cannot satisfy the carbon demands of growth in the primary root tip of *Zea mays* L. Plant Physiol. 105: 19-33 .
- 5- Brundrett, M. C. (1991) : Mycorrhizas in natural ecosystems . Adv. Ecol. Res. 21: 171-313 .
- 6- Clarke, S. M. and Eaton-Rye, J.J. (2000) : Amino acid deletions in loop C of the chlorophyll a-binding protein CP47 alter the chloride requirement and/or prevent the assembly of photosystem II . Plant Mol. Biol. 44: 591-601 .
- 7- Epstein, E. (1999) : Silicon. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 641-664.
- 8- Foehse, D.; Claassen, N. and Jungk, A. (1991) : Phosphorus efficiency of plants . Significance of root radius , root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species . Plant Soil 132: 261-272 .

- 9- Harling, H.; Czaja, I.; Schell, J. and Walden, R.(1997) : A plant cation-chloride co-transporter promoting auxin-independent tobacco protoplast division . EMBO J. 16: 5855-5866 .
- 10- Hasegawa, P. M ; Bressan, R. A.; Zhu, J. K. and Bohnert, H. J.(2000) : Plant cellular and molecular responses to high salinity . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 51: 463-499 .
- 11- Loomis, R. S. and Connor, D. J.(1992) Crop Ecology : Productivity and Management in Agriculture Systems . Cambridge University Press, Cambridge .
- 12- Maccek, T.; Mackova, M., and Kas, J. (2000) : Exploitation of plants for the removal of organics in environmental remediation . Biotech. Adv.18: 23-34 .
- 13- Marschner, H. (1995) : Mineral Nutrition of Higher Plants, 2nd ed. Academic Press, London .
- 14- Nolan, B. T. and Stoner, J. D. (2000) : Nutrients in groundwater of the center conterminous United States 1992-1995 . Environ. Sci. Tech. 34: 1156-1165 .
- 15- Rovira, A. D.; Bowen, C. D. and Foster, R. C. (1983) : The significance of rhizosphere microflora and Mycorrhizas in plant nutrition . In Inorganic Plant Nutrition (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 15B ) A. Läuchli and R. L. Bielecki, eds., Springer, Berlin, pp.61-93 .
- 16- Sanders, D.; Brownlee, C. and Harber J. F. (1999) : Communicating with calcium. Plant Cell 11: 691-706 .
- 17- Sharp, R. E.; Hsiao, T. C. and Silk, W. K. (1990) : Growth of maize primary root at low water potential . 2. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment . Plant Physiol. 93: 1337-1346 .

- 18- Shelp, B. G. (1993) : Physiology and biochemistry of boron in plants . In Boron and Its Role Crop Production, U. C. Gupta, ed., CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 53-85 .
- 19- Smith, S. A.; Read, D. J. and Harley, J. L. (1997) : Mycorrhizal symbiosis . Academic Press, San Diego, CA .
- 20- Stewart, G. R. and Ahmad, I (1983) : Adaptation to salinity in angiosperm halophytes . In Metals and Micronutrients : Uptake and Utilization by Plants, D. A. Robb and W. S. Pierpoint, eds., Academic Press, New York, pp. 33-50 .
- 21- Taylor, A. R. and Blom, A. J. (1998) : Ammonium, nitrate and proton fluxes along the maize root . Plant Cell Environ. 21: 1255-1263 .
- 22- Weathers, P. J. and Zobel, R. W. (1992) : Aeroponics for the culture of organisms, tissues and cells . Biotech. Adv. 10: 93-115 .
- 23- Wilcox, H. E. (1991) : Mycorrhizae . In Plant Roots : The Hidden Half, Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi, eds., Marcel Dekker. New York, pp. 731-765 .
- 24- Ziegler, H. (1987) : The evolution of stomata . In Stomatal Function , E. Zeiger, G. Farquhar, and I. Cowan, eds., Stanford University Press, Stanford, CA, pp. 29-57 .

الفصل السابع  
الإنزيمات  
*Enzymes*





## مقدمة :

إن من أهم مظاهر الحياة فى النبات بناء مركبات معقدة من مواد بسيطة أو العكس أى تفتت المركبات المعقدة الى مواد أبسط منها ومن المعروف أن الخلايا التى تحوى البلاستيدات الخضراء تتفرد بتكوين المواد الكربوهيدراتية من مواد بسيطة بينما يبدو أن كل خلية نباتية لها القدرة على تكوين مواد عضوية معقدة من أخرى أقل تركيباً وعلى فكل خلية اذن مركزا لعدد كبير من التفاعلات الكيميائية يتحكم فى سرعتها واتجاهها وتنظيمها جهاز خاص يودى التفاعلات طبقا لبرنامج معين يعرف الانزيم بانه عامل مساعد عضوى حيوي ذو وزن جزيئى كبير شديد الحساسية لدرجات الحرارة المرتفعة ويختص كل انزيم بتنشيط تفاعل او اكثر دون ان يتاثر بذلك التفاعل.

**الصفات الطبيعية للإنزيمات :**

لقد أظهرت الدراسات الاولى للإنزيمات أنها تشترك مع البروتينات فى كثير من الخواص وقد فشل الباحثون الأوائل فى عزل الإنزيمات حتى أمكن من عزل إنزيم اليوربيز على شكل بلورات نقية وأثبت أنها عبارة عن بروتين ومنذ ذلك الحين أمكن عزل عدد من الإنزيمات من النباتات وقد أثبت دراستها أنها بروتينات بالرغم من أن كثيراً منها يحتوى على مجموعات غير بروتينية مرتبطة بجزيئات البروتين .

وبروتينات الإنزيمات ذات وزن جزيئى كبير فإنزيم البيرواكسيداز الذى يعتبر من أصغر الإنزيمات وزنه الجزيئى حوالى ٤٠٠٠٠ بينما إنزيم الكاتاليز وزنه الجزيئى يبلغ ٢٤٨٠٠٠ وإنزيم اليوربيز وزنه الجزيئى ٤٨٣٠٠٠٠ تشترك الإنزيمات البروتينات الأخرى فى تأثرها بالحرارة المرتفعة فإذا ما ارتفعت درجة الحرارة للغليان ولو لفترة وجيزة تخثر البروتين ورسب وبذلك يفقد الإنزيم نشاطه . وهناك مواد تؤثر ايضا فى البروتينات والإنزيمات تأثيرا مشابها لتأثير الحرارة المرتفعة ومن هذه المواد أيونات المعادن مثل الرصاص والزئبق والفضة وكذلك الأحماض والقواعد والأشعة فوق البنفسجية .

تتميز البروتينات وهى المادة الأساسية فى تكوين الإنزيمات بانها ذات طبيعة مزدوجة أى أنها تتأين إما كحامض أو كقلوى ويتوقف ذلك على درجة تركيز أيون الإيدروجين فى الوسط الخارجى ، وعند درجة تركيز خاصة لأيون الإيدروجين يحتوى جزئى البروتين على عدد متساوى من كل من الشقين الحامضى والقلوى ، ولذلك يكون الأيون متعادلا من حيث الشحنات الكهربائية ، وتعرف هذه الدرجة بنقطة التعادل وهى نقطة مميزة لكل نوع من أنواع البروتينات ، ترجع أهمية تلك الظاهرة بالنسبة للإنزيمات إلى أن حيوية كل إنزيم تتوقف على طبيعة تأين جزئى البروتين المكون له ، وبعبارة أخرى تتوقف حيوية الإنزيم على درجة تركيز أيون الإيدروجين فى وسط التفاعل ولذلك فقد وجد لكل إنزيم درجة مثلى لأيون الإيدروجين  $pH$  يبلغ تأثيره عندها حده الأقصى .

### التركيب الكيميائى للإنزيمات :

إن التقدم فى دراسة خواص الإنزيمات قد مكن الباحثين من تقسيم الإنزيمات من حيث تكوينها ، إلى القسمين الآتين :

١- الإنزيمات التى تتكون من البروتينات البسيطة : وتشمل عدد من الإنزيمات المحللة مثل إنزيم اليوريز وإنزيم الأميليز وهذه الإنزيمات تتكون كليا من أحماض أمينية .

٢- الإنزيمات التى تتكون من شقين : أحدهما بروتينى والآخر غير بروتينى يتكون من ذرة معدنية أو جزئى عضوى ، ويعرف هذا الشق باسم المجموعة الغير بروتينية ، ولاشك أن المجموعات الغير بروتينية هى جزء من المركز الفعال لجزئى الإنزيم ، وقد دلت الأبحاث على أنه يمكن فصل المجموعة الغير بروتينية عن الشق البروتينى فى بعض الإنزيمات فى حين لا يمكن حدوث ذلك فى البعض الآخر نظرا لأرتباط الشقين .

من الملاحظ أن عزل إنزيم ما ، باستعمال طريقة الفصل الغشائى للذائبات ، غالبا ما يؤدى إلى تغير حدث فى طبيعة الإنزيم ، ولكن يرجع إلى إزالة بعض المواد

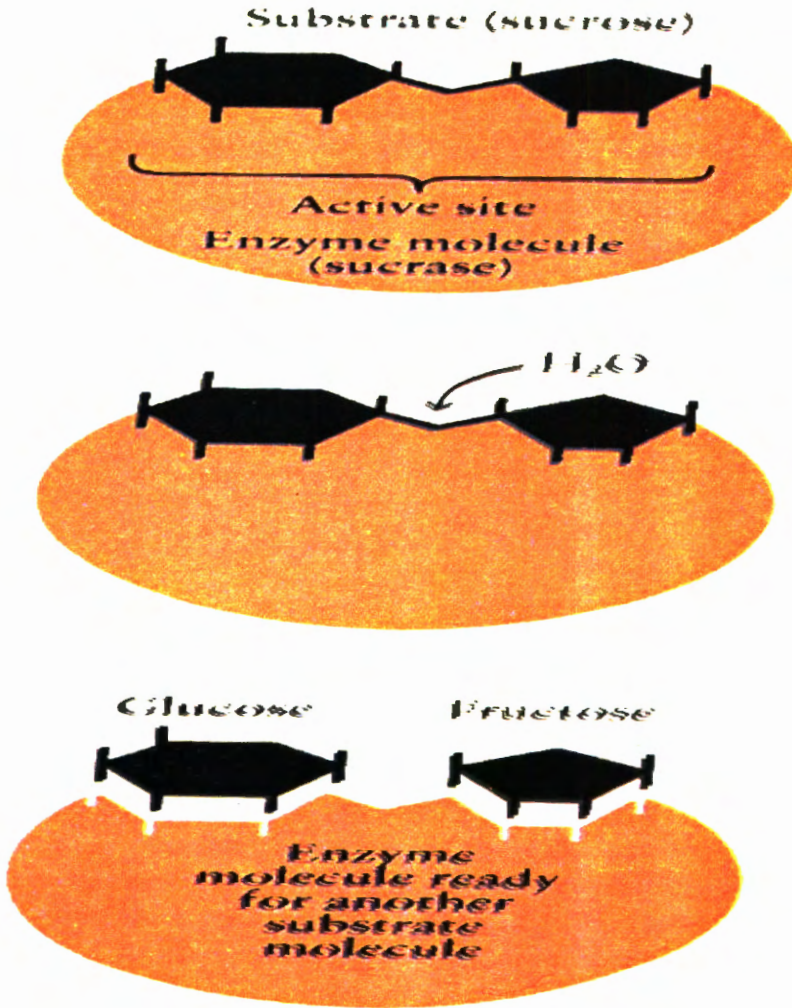
القابلة للفصل الغشائي والتي تعرف في هذه الحالة باسم قرين الإنزيم أو المرافق الإنزيمي Co-enzyme وكذلك العامل المعاون Co-factor وهذه المواد لازمة لنشاط الإنزيم ويسمى الشق البروتيني بأصل الإنزيم أى إن الإنزيم في هذه الحالة يتكون من أصل الإنزيم<sup>+</sup> قرين الإنزيم أو العامل المعاون<sup>•</sup> وقرين الإنزيم أو العامل المعاون عادة لا يتأثر بالحرارة بعكس أصل الإنزيم كما أنه يعتبر جزء متمم للإنزيم الخاص به<sup>•</sup>

أشارت الدراسات الأنزيمية الى أنه يلزم لكي يقوم الإنزيم بعمله على أى مادة تفعل Substrate من الناحية الكيميائية وجود التالي:

أ- لابد من وجود مواقع مقابلة من الإنزيم والمادة المتفاعلة ولا يقل عادة عن ثلاثة مواقع<sup>•</sup>

ب- نشاط الثلاثة مواقع للإنزيم تكون مختلفة أو غير متناظرة<sup>•</sup>

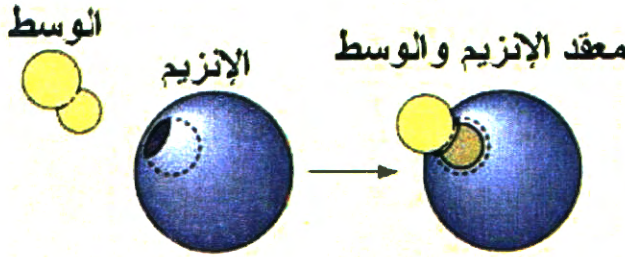
ج- يجب أن تحتوى المادة على مجموعتين مماثلة للإنزيم مع مجموعتين أخريتين غير متماثلة وتكون المجموعات الأربعة متصلة بذرة كربون كما بالشكل ١٨ يوضح أنه يلزم لكي يقوم الإنزيم بعمله على أى مادة تفاعل من وجود مواقع مقابلة من الإنزيم والمادة المتفاعلة ولا يقل عادة عن ثلاثة مواقع<sup>•</sup> ويجب أن تكون المواقع للإنزيم مختلفة أو غير متناظرة كما يجب أن تحتوى المادة على مجموعتين مماثلة للإنزيم مع مجموعتين أخريتين غير متماثلة وتكون المجموعات الأربعة متصلة بذرة كربون<sup>•</sup>



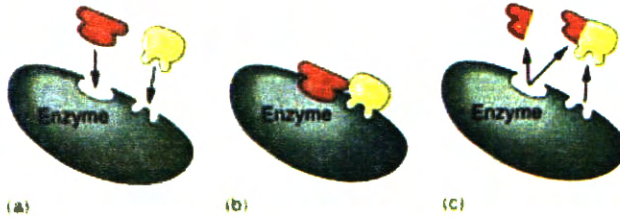
( الشكل ١٨ ) : يوضح انه يلزم لكي يقوم الأنزيم بعمله على أى مادة تفاعل من وجود مواقع مقابلة من الأنزيم والمادة المتفاعلة ولا يقل عادة عن ثلاثة مواقع ، ويجب أن تكون المواقع للأنزيم مختلفة أو غير متناظرة كما يجب أن تحتوى المادة على مجموعتين مماثلة للأنزيم مع مجموعتين أخريتين غير متماثلة وتكون المجموعات الأربعة متصلة بذرة كربون .

## طبيعة عمل الإنزيم : The nature of enzyme action

- قد كان يعتقد أن الإنزيم لا يتحد مطلقاً من مادة التفاعل Substrate وإنما يهيئ وسطاً صالحاً لحدوث التفاعل إذ أن جزيئات مادة أو مواد التفاعل تتجمع تجمعاً سطحياً حول دقائق الإنزيم الغروية حيث تتلامس هذه الجزيئات ويتم التفاعل بينها ثم تنتشر المنتجات النهائية وتحل محلها جزيئات جديدة تتفاعل وهكذا.
- وهناك رأى آخر يقول أن التفاعل الإنزيمي يحدث نتيجة لإتحاد المادة إتحاداً فعلياً بالإنزيم مكوناً مركباً ما وهذا الاتحاد مؤقت إذ ينحل هذا المركب سريعاً بعد أحداث تغيير في مادة التفاعل إلى الإنزيم الأصلي ونواتج التفاعل ثم يتحد الإنزيم من جديد بكمية أخرى من مادة التفاعل.
- إن جزيئات مادة التفاعل (أ) في محلول ما تحتوى على كمية من الطاقة لذلك فهي دائمة الحركة والتصادم بعضها ببعض ، فإذا ما اكتسبت تلك الجزيئات كمية طاقة كافية لبدء التفاعل مع جزيء مادة ثانية (ب) فإن نتيجة لتصادمها فإنها تصبح قادرة على التفاعل والتحول إلى المادة الجديدة (أب أو ج) . لذلك تعرف كمية الطاقة التي يجب لجزيئات المادة أن تكتسبها حتى تتفاعل بطاقة التنشيط Energy of activation وتتبع تأثير الإنزيم في مثل هذه التفاعلات فقد وجد أن الإنزيم يسبب نقص كمية طاقة التنشيط اللازمة لاتمام التفاعل لجزيء المادة أ لتتحول إلى المادة ج ، وينتج عن ذلك أن عدداً أكبر من جزيئات المادة سوف يصل لمستوى طاقة التنشيط اللازمة في وحدة الزمن وبذلك تزيد سرعة التفاعل ، وقد قدرت طاقة التنشيط اللازمة للتحليل الحامضى لجزيء السكروز على  $25^{\circ}\text{C}$  بمقدار  $20060$  كالورى ، بينما طاقة التنشيط اللازمة لتحليل جزيء السكروز فى وجود إنزيم السكريز على درجة  $25^{\circ}\text{C}$  تساوى  $8700$  سعراً .



- لذلك فمن المعتقد أن الإنزيم يقلل من طاقة التنشيط اللازمة لجزئ المادة المتفاعلة أي توصيل طاقة المادة الى طاقة التنشيط لكي تتفاعل وذلك عن طريق اتحاده معها فيكون معقد انزيمي ذو طاقة تنشيط أقل أي أن الأنزيم يخفض طاقة التنشيط اللازمة لأتمام التفاعل .



### تخصص الإنزيمات : Specificity of enzymes

- إن التخصص من أهم مميزات الإنزيمات ويقصد بالتخصص أن لكل إنزيم مادة معينة أو مجموعة مواد متشابهة كيميائياً يستطيع أن يؤثر فيها دون غيرها ولتخصص الإنزيمات درجات متفاوتة .

- فهناك إنزيمات تتخصص في التأثير على المواد ذات التشابه الفراغي ويعرف هذا التخصص بإسم تخصص التشابه الفراغي Stereo-chemical Specificity فالمعروف أن معظم المواد الكيميائية التي تتكون أثناء عمليات الهدم والبناء داخل الخلايا الحية ذات التشابه فراغي أي أن منها المركبات اليمينية والمركبات اليسارية ولقد بلغت معظم الإنزيمات درجة كبيرة في تخصصها بحيث أنها تؤثر فقط في



المركب اليميني مثلاً دون شبيهه اليسارى . ومثال ذلك إنزيم Lactic dehydrogenase الذى يؤثر فقط فى حامض اللكتيك اليسارى ويعطى حامض البيروفيك ويمكن لهذا الإنزيم أن يؤثر فى حامض اللكتيك اليميني .

• ويمكن تمييز أنواع أخرى من الإنزيمات تختلف درجة التخصص فيها طبقاً للتركيب الكيميائى للمواد المتفاعلة . فهناك الإنزيمات ذات التخصص المنخفض Low Specificity وتتخصص هذه الإنزيمات طبقاً لنوع الرابطة التى تربط شقى جزئ المادة المتفاعلة . فمثلاً يجب أن يكون هذه الرابطة رابطة استر فى حالة الليباز Lipase ورابطة بيتيد فى حالة بيتيداز Peptidase ورابطة جليكوسيد فى حالة جليكوسيداز Glucosidase .

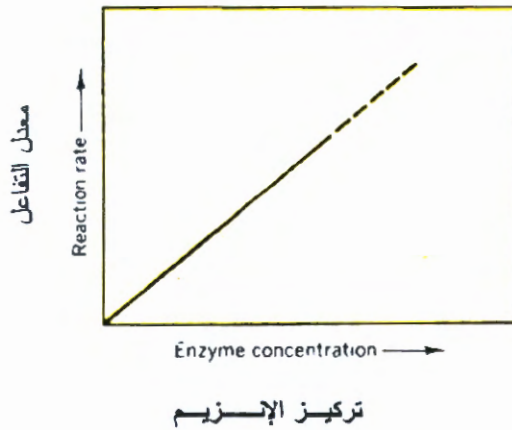
• وهناك نوع آخر من الإنزيمات يكون فيها التخصص تخصص مجموعة Group Specificity وهو واسع الانتشار فى الإنزيمات التى تؤثر فى المواد الكربوهيدراتية .

• وهناك تخصص للإنزيمات يعرف بالتخصص المطلق Absolute Specificity ومثال بأن يقوم الأنزيم بالتفاعل مع تركيب معين كأن يقوم انزيم الكيناز Kinase بأدخال مجموعة الفوسفات على الادوزات فى وجود ATP فإذا قام الانزيم بذلك التفاعل على الجلوكوز فقط دون غيره من السكريات سمي أن تخصص الانزيم مطلق وسمى بأسمه Glucokinase وكما فى إنزيم المالتيز فهو لا يؤثر إلا فى سكر المالتوز فقط ، ولا يؤثر فى المركبات الأخرى التى تحتوى على رابطة الالفاجليكوسيدات ، اما اذا كان للأنزيم تأثير على مجموعة الادوزات جميعها بأن ينقل لها مجموعة الفوسفات من ATP او يحلل الرابطة الجلوكوزيدية فأن ذلك الأيزم يكون متخصص تخصص نسبى Relative Specificity .

العوامل التي تؤثر سرعة عمل الإنزيم :

أولاً : تركيز الإنزيم Enzyme Concentration :

دلت الابحاث الخاصة بدراسة قوة تنشيط الإنزيمات خارج الخلايا الحية *In vitro* أن سرعة التفاعل تتناسب بوجه عام مع كمية الإنزيم المضافة هذه العلاقة صحيحة خصوصاً خلال الفترات الأولى للتفاعل حيث تكون كمية مادة التفاعل كبيرة نسبياً ، وبتقديم التفاعل ينخفض تركيز مادة التفاعل بينما تتراكم نواتج هذا التفاعل ، ولذلك لن تستمر سرعة التفاعل الا اذا تم المحافظة على وجود مادة التفاعل بكمية أكبر من تركيز الأنزيم فأن سرعة التفاعل سوف تتناسب طردياً مع زيادة تركيز الأنزيم .

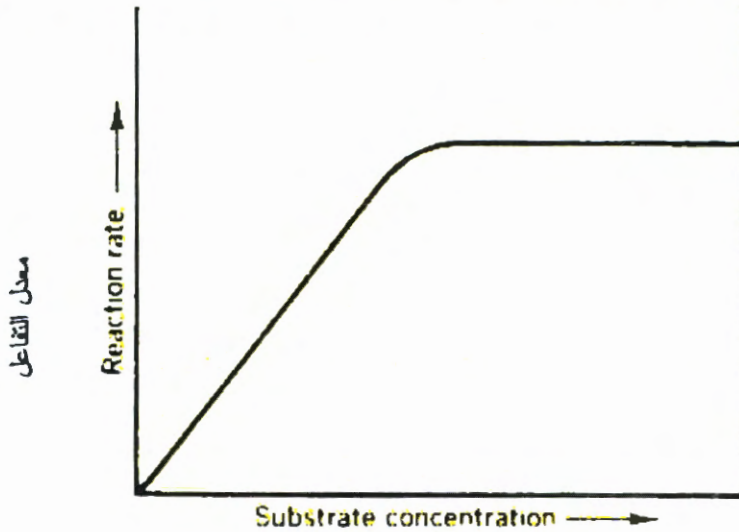


في وجود تركيز من مادة التفاعل أكبر من تركيز الأنزيم فأن سرعة التفاعل الأنزيمي تتناسب طردياً مع تركيز الأنزيم كما بالرسم البياني

ثانياً : تركيز مادة التفاعل Substrate Concentration :

عند المحافظة على تركيز ثابت من الأنزيم وتغير تركيز المادة المتفاعلة فيمكن وصف التغير في سرعة التفاعل الأنزيمي بالمنحنى التالي :





تركيز الوسط

ف عند افتراض بأن جزيئات الأنزيم تتحد بالمادة المتفاعلة فإنه عند التركيزات المنخفضة من المادة المتفاعلة تكون جزيئات الأنزيم ليست جميعها متحدة مع جزيئات المادة المتفاعلة ، وبإضافة مادة متفاعلة جديدة يرتبط جزئ أكبر من جزيئات الأنزيم به ويزداد معدل التفاعل حتى تصبح كل الجزيئات الأنزيمية مشبعة ولا تتأثر بالزيادة في تركيز المادة المتفاعلة عندئذ فإن معدل التفاعل الأنزيمي سوف يثبت على ذلك .

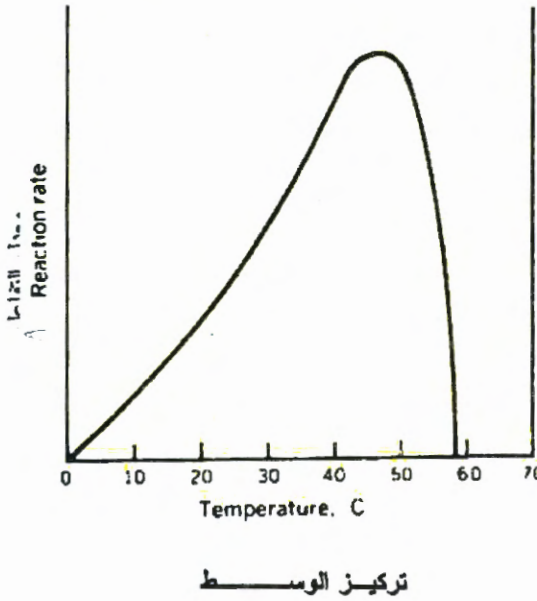
### ثالثاً : تأثير درجة الحرارة Temperature Effect:

تختلف الإنزيمات عن العوامل المساعدة الغير عضوية في أن الأولى تفقد قوة تنشيطها أو تتلف عند درجات حرارة قريبة من درجة غليان الماء بل يقف مفعول معظم الإنزيمات في الوسط السائل عند درجات أعلى من ٥٠ °م ، بينما تتلف تماماً بين ٦٠ - ٧٠ °م ويرجع تلف الإنزيم عند درجات الحرارة المرتفعة إلى ظاهرة التجلط (التجمع Coagulation) والتي تحدث للبروتينات عموماً بارتفاع درجة حرارتها حيث تتغير طبيعة البروتين الإنزيمي لفقد الروابط الخمس السابق

ذكرها والتي تحافظ على التوزيع الفراغى والطى البروتينى نظرا لان تلك الروابط روابط ضعيفة.

توجد عدة عوامل تزيد من قدرة الإنزيمات على تحمل درجات الحرارة المرتفعة، منها درجة الجفاف النسبى للوسط الموجود فيه الإنزيمات ، فقد وجد أن الإنزيمات الموجودة فى البذور تتحمل درجات الحرارة مرتفعة قد تصل إلى ١٣٠م أو أكثر ، وتتوقف درجة الحرارة التى تتلف عندها الإنزيمات على بعض صفات وسط الانتشار . فقد وجد مثلا أن درجة تركيز أيون الأيدروجين pH لها تأثير واضح على درجة تأثير الإنزيمات بالحرارة ووجود المادة المتفاعلة أو محلول التفاعل فى وسط الانتشار يؤخر كثيرا أو قد يمنع كليا الأثر الضار الذى قد تسببه درجة حرارة معينة فى حالة عدم وجود تلك المواد ، وسرعة التفاعل الإنزيمى لا تتأثر بدرجة الحرارة فقط بل وكذلك بطول الفترة التى يحدث فيها التفاعل عند درجة الحرارة المعينة ، لذلك تتضح أهمية إعتبار عامل الوقت عند دراسة أثر الحرارة على التفاعل الإنزيمى .

إن تأثير الأنزيم بالحرارة يكون فى مدى ضيق من درجات الحرارة فأرتفاع درجة الحرارة يسبب إزدياد سرعة التفاعل فعند درجة الصفر المئوى تكون سرعة التفاعل الأنزيمى تساوى صفرا وتزداد تدريجيا مع زيادة درجة الحرارة إلى أن يصل إلى درجة الحرارة المثلى التى تعتبر أنسب درجات حرارة لعمل الإنزيم ، يمكن حفظ التفاعل عند سرعة ثابتة لوقت طويل عند درجة الحرارة أقل من الدرجة المثلى ولكن تقل السرعة عند درجات الحرارة أعلى بمرور الوقت . تقع درجة الحرارة المثلى لإنزيم ما تبعا لاختلاف درجة التركيز أيون الايدروجين لوسط التفاعل وكذلك تبعا للنسبة بين تركيزى الإنزيم ومادة التفاعل . ثم يبدأ التأثير الهادم للحرارة على معظم الإنزيمات الذائبة إذا ما ارتفعت عن ٤٠° م ، درجة الحرارة المثلى هى الدرجة التى تتعادل عندها الزيادة فى سرعة التفاعل مع الفعل الهادم لتلك الدرجة على الإنزيم .



ويكون معدل الزيادة في سرعة التفاعل الأنزيمي بمعدل ٢٠٥ مرة كل ارتفاع قدرة عشر درجات مئوية فوق الصفر حتى تصل للدرجة المثلى والتي فى الغالب تتراوح بين ٢٥-٢٧ °م ثم يقل التفاعل ليصبح صفراً عند ٦٠ °م

ويُرجع البعض تأثير درجة الحرارة على زيادة معدل التفاعلات الإنزيمية وحتى الدرجة المثلى الى :

أ - التأثير على ثابت الإنزيم Enzyme Stability وزيادة الطاقة الحركية .

ب - تأثيرها على جاذبية الإنزيم للمادة المتفاعلة .

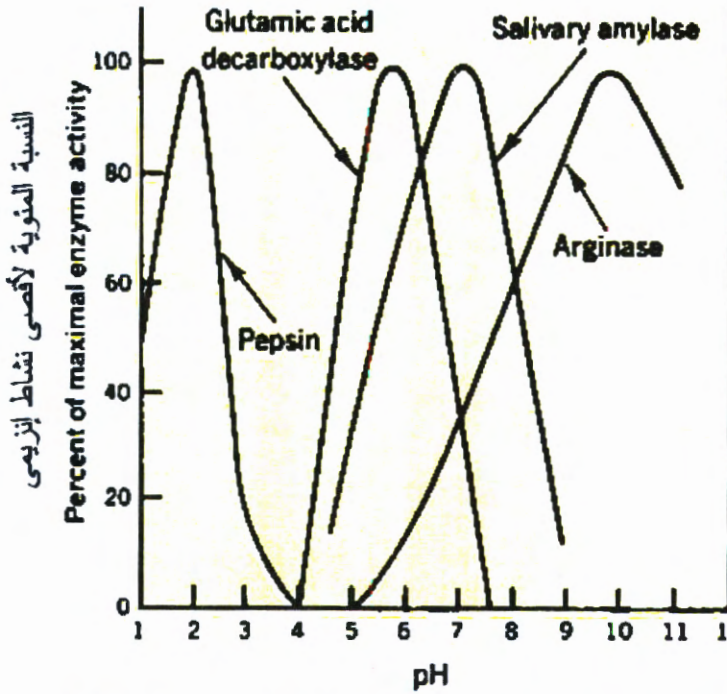
ج - تأثيرها على درجة تأين مكونات التفاعل وهى محددة بدرجة التأين .

رابعاً: تأثير درجة تركيز أيون الهيدروجين pH Hydrogen ion concentration :

تعتبر درجة تركيز أيون الهيدروجين فى وسط التفاعل من أهم العوامل التى تؤثر على سرعة عمل الإنزيم . ولكل إنزيم درجة مثلى لتركيز أيون الهيدروجين يبلغ عندها الإنزيم أقصى نشاطه ، ويقل هذا النشاط كثيراً خارج حدود تلك الدرجة .

وتختلف الدرجة المثلى لإنزيم ما طبقاً لعدة عوامل منها مصدر الإنزيم ودرجة الحرارة التفاعل وكذلك مدة حفظ الإنزيم تحت ظروف معينة .

تتخصص الدرجة المثلى لأيون الايدروجين لمعظم الإنزيمات المحللة بين pH 4-7 وتحتفظ أنزيمات التأكسد والاختزال بأقصى نشاطها في المحاليل المتعادلة أو القلوية نوعاً ما .



#### خامسا : تأثير المنشطات والمثبطات : Activators and Inhibitors

وجد أن الأملاح وغيرها من المواد الذائبة تؤثر على نشاط الإنزيمات، فبينما يسبب بعضها تنشيطاً للتفاعلات الإنزيمية يسبب البعض الآخر تثبيطاً وسبب التنشيط غير معروف ولكن يحتمل أن بعضاً من هذه الأملاح تعمل كعامل معاون للإنزيم .

أما المثبطات فقد يرجع التأثير المثبط للانمصاص أو التجمع السطحي للمواد المثبطة على المراكز الفعالة بالإنزيم ، أو يرجع التثبيط لتفاعل المثبطات مع مادة

التفاعل أو للتأثير السام للمثبطات على بروتينات الإنزيم كما في حالة أول أكسيد الكربون والسيانيد وكبريتات الكربامات وذلك لتقاربها مع المعادن الثقيلة والمثبطات أما تكون مواد غير عضوية أو مواد العضوية مثل الكلوروفوم وقد يرجع تثبيط أكسيد السيتوكروم بواسطة (CO) أو (CN) يرجع لأن كلا منهما يرتبط بحديد المجموعة الغير بروتينية وكذلك تقارب ثنائي كبريتات الكربامات للنحاس يجعله مثبطاً قوياً لأكسيدز حامض اسكوربيك . ومن الملاحظ أن بعض المثبطات ذات تأثير مؤقت أى يعاود الإنزيم نشاطه بزوال المادة المثبطة بينما البعض الآخر ذات تأثير مستديم .

هناك أيضاً تثبيط بالتنافس وهو يطلق على الحالات التي يكون فيها المادة المثبطة مشابهة في تركيبها للمادة المتفاعلة حيث تتنافس معها على المراكز النشطة بالإنزيم بما يؤدي الى زيادة تركيز المادة المتفاعلة ، كما ان هناك أيضاً تثبيط غير متنافس راجع لخفض التركيز الفعال للإنزيم .

#### سادساً : تراكم نواتج التفاعل :

إن تراكم نواتج التفاعل يقلل عادة من سرعة التفاعل الإنزيمي ومثله في ذلك مثل التفاعلات الكيميائية العادية ويعزى ببطء التفاعل عند تراكم نواتجه لعدة أسباب منها أن زيادة كمية النواتج تعمل على اسراع التفاعل العكسي وبذلك تقل سرعة التفاعل الأصلي وقد تتراكم نواتج التفاعل على المراكز الفعالة للإنزيم فتقلل من قوة تنشيطه وقد تسبب نواتج التفاعل تغيير درجة تركيز أيون الأيدروجين لوسط التفاعل وبذلك يصبح غير مناسب لعمل الإنزيم فمثلاً ينتج عن تحليل الدهون جليسول وأحماض دهنية وتسبب الأخيرة انحراف درجة أيون الأيدروجين في وسط التفاعل للناحية الحمضية وينتج عند تحلل اليوريا الى ثاني أكسيد الكربون والنشادر التي تسبب انحراف درجة تركيز أيون الأيدروجين للناحية القلوية .

## سابعا: الماء :

لما كان الماء يدخل فى عمليات التحليل المائى لذلك لا يتم مثل هذا التحلل بدون وجود الماء فاذا بدأنا بمادة جافة بالتفاعل نلاحظ أن زيادة نسبة الماء تسبب زيادة فى سرعة التحلل نتيجة لنقص لزوجة وسط التفاعل وازدياد انتشار مادة التفاعل والإنزيمات والنواتج . يتضح تأثير زيادة الماء فى تنشيط الإنزيمات فى النسيج النباتى أثناء انبات البذور فنشاط الإنزيمات الموجودة فى البذور الجافة غير ملحوظ تقريبا فاذا ما امتصت البذور الماء ازداد نشاط الإنزيمات زيادة كبيرة بإزدياد كمية الماء الممتص .

## توزيع الإنزيمات داخل الخلية :

إن معظم الإنزيمات ، إن لم تكن جميعاً موجودة فى البروتوبلازم وقليل جداً ان وجدت فى الفجوة أو فى جدران الخلية وعلى ذلك يظهر أن معظم بروتين السيتوبلازم عبارة عن بروتين إنزيمى . كثير من الإنزيمات مرتبطة بالأجسام الموجودة فى البروتوبلازم فانزيمات التمثيل الكلوروفيللى موجودة فى البلاستيدات الخضراء و انزيم الفوسفوريلىز المسئول عن التنفس يوجد فى الميتوكوندريا والأنزيمات المسئولة عن تكوين الأحماض النووية والبروتين النووى موجودة فى النواة وهكذا .

## تسمية وتقسيم الإنزيمات :

تسمى الإنزيمات وتقسّم عادة طبقا للتفاعل أو للتفاعلات التى تقوم بتنشيطها ويسمى الإنزيم عادة باسم التفاعل مضافاً إليه المقطع ase بعد حذف المقطع الأخير من اسم مادة التفاعل فمثلا يسمى الإنزيم الذى يحلل سكر المالتوز باسم انزيم المالتيز maltase وقد يسمى الإنزيم بإضافة المقطع ase مباشرة إلى اسم مادة التفاعل مثل إنزيم dextrinase الذى يحلل الدكسترين dextrin إلى سكر المالتوز .



وتنقسم الإنزيمات إلى الأقسام التالية:

١- الإنزيمات الهاضمة

٢- إنزيمات التأكسد والاختزال

٣- إنزيمات الإضافة

٤- إنزيمات النقل

٥- إنزيمات التشابه

٦- إنزيمات الربط

أولاً : الإنزيمات الهاضمة Digestive enzymes :

ينقسم هذا القسم من الإنزيمات إلى المجموعات التالية :

أ- إنزيمات التحلل المائي Hydrolases

تنشط إنزيمات هذه المجموعة التحليل المائي لمواد التفاعل الخاصة بها وذلك باستعمال الماء وتنقسم إنزيمات هذه المجموعة إلى :

• إنزيمات تحلل المركبات الأزوتية ومن هذه الإنزيمات الببسين pepsin والتريبسين trypsin وهي تحلل البروتينات إلى مركبات أبسط نتهها ومنها كذلك الببتيديزات peptidases وهي تحلل الببتيدات إلى أحماض أمينية.

• إنزيمات تحلل المواد الكربوهيدراتية وتشمل الإنزيمات التي تحلل المواد الكربوهيدراتية مثل الأميليز الذي يحلل النشا إلى سكر وكذلك إنزيم السيلوليز الذي يحلل السيلولوز إلى سيلوبوز - وكذلك المالتيز الذي يحلل سكر المالتوز إلى سكر جلوكوز وإنزيم Cellobiase الذي يحلل السيلوبوز إلى

جلوكوز- وإنزيم السكرينز sucrase الذى يحلل السكروز إلى جلوكوز وفركتوز .

• إنزيمات تحلل المركبات الدهنية أو الأستيرازات Esterases وتشمل هذه المجموعة الإنزيمات التى تنشط لتحليل المائى للسترات لمكونة من اتحاد الكحولات مع الأحماض العضوية أو الأحماض الغير عضوية مثل الليبيزات Lipases

ب - إنزيمات التحلل الفسفورى Phosphorylases :

الفوسفوريليزات هى المجموعة تنشط تحليل المواد المتفاعلة باستعمال حامض الفوسفوريك وتسمى هذه العملية بالفسفرة ومثل هذه الإنزيمات إنزيم Starch phosphorylase الذى يحلل النشا فى وجود حامض الفوسفوريك إلى الفا جلوكوز -<sup>١</sup> فوسفات . وإنزيمات الفوسفاتيزات وهى الإنزيمات التى تحلل الأستيرات المكونة من اتحاد الكحولات مع حامض فوسفوريك وينتج من تحليل هذه الأستيرات الكحول و حمض الفوسفوريك .

ثانيا : إنزيمات التأكسدة والاختزال Oxido-reductase enzymes

الأكسدة كما هو معروف هى عملية اضافة أوكسجين أو فقد أيديروجين أو فقد الكترون أى زيادة الشحنة الموجبة الى المادة. يصحب عملية الأكسدة عادة عملية اختزال ناتجة عن فقد الأكسجين من مركب ما أو اكتسابه اما أيديروجين او الكترون وتنقسم إنزيمات هذا القسم الى المجموعات التالية :

• إنزيمات الأكسدة بنزع الأيدروجين Dehydrogenases

تقوم إنزيمات هذه المجموعة باكسدة المركبات بانتزاع ذرتي أيديروجين منها و اضافتها لمركب اخر مسببة بذلك اختزاله ويسمى المركب الأول الذى يعطى الأيدروجين بالمختزل reductant أو مانح الأيدروجين Hydrogen donator أما



المركب الثاني فيأخذ الأيدروجين ويعرف بالمؤكسد Oxidant أو قابل الأيدروجين Hydrogen acceptor وقد دلت الأبحاث الحديثة انه من الضروري وجود مرافقات او قرائن إنزيمية لإنزيمات هذه المجموعة لتستطيع أداء عملها كما وجد أن المرافقات الأنزيمية التي تأخذ نرتين الأيدروجين وتختزل وقد امكن حتى الآن تمييز مرافقي إنزيمين وهما المرافق الأنزيمي NAD<sup>+</sup> والمرافق الأنزيمي NADP<sup>+</sup>

• إنزيمات الأكسدة بنزع الكترول الحديد Iron oxidases

تحتوي أنسجة النباتات على مجموعة من الإنزيمات تحتوي مجموعاتها المعدنية على الحديد مكونه مركب الهيماتين ومن هذه الإنزيمات ما يلي :

١- الكاتاليز Catalase في جميع النباتات الراقية وهذا الإنزيم لا يؤثر الا في مركب فوق اكسيد الايدروجين فيحطه الى ماء واكسجين ويحتمل ان يقوم هذا الانزيم بالتخلص من فوق اكسيد الايدروجين الذي يتكون اثناء التفاعلات الحيوية داخل الخلايا الحية والذي قد يسبب تراكمه اضراراً لتلك الخلايا .

٢- البيرواكسيداز Peroxidas ويوجد هذا الانزيم في جميع انسجة النباتات تقريبا وهو يقوم بعمله في وجود فوق أكسيد الايدروجين ويسبب أكسدة مركبات كثيرة مثل مركبات الفينول والكريزول والهيدروكوينون .

• إنزيمات الأكسدة بنزع الكترول النحاس Copper oxidases

وتتميز إنزيمات هذه المجموعة باحتواء مجموعاتها الغير بروتينية على النحاس ومن امثلتها ما يلي :

١- اكسيداز احادي الفينول Mono phenol oxidase ويؤكسد المواد أحادية الفينولات مثل الكريزول فيعطي مركبات ثنائية الفينولات المناسبة .

٢- أكسيديزات عديدة الفينولات Poly phenol oxidase لا تؤثر ال في المواد ثنائية الفينولات مثل الكاتيكول مكونة المركب المناسب من الأرتيوكينون وتؤثر هذه الأنزيمات أيضا على المواد ثلاثية الفينولات مثال بيروجالول ويلاحظ أن هذه المجموعة من الأنزيمات هي المسؤلة عن تلون الأنسجة المقطوعة والمعرضة للجو اذ انها هوائية لا تعمل الا في وجود الاكسجين .

### ثالثا : انزيمات الاضافة Adding enzymes

يحوى هذا القسم انزيمات تستطيع تكوين مركبات جديدة وذلك باضافة مادة الى مركب معين ومن هذه الانزيمات ما يستطيع اضافة الماء او النشادر أو مواد اخري ومن أمثلة إنزيمات هذا القسم :

١- فيوماريز Fumarase وهو الأنزيم الذي يساعد تكوين حامض المالك باضافة الماء الى حامض فيوماريك .

٢- أسبارتيز Aspartase ويساعد على تكوين حامض الأسبارتيك وذلك باضافة النشا الى حامض الفيوماريك .

### رابعا : إنزيمات النقل Transferring enzymes

تستطيع نقل مجموعة أو شق من جزئ مادة الى جزئ مادة أخرى ومن أمثلة هذه الإنزيمات إنزيم Hexokinase الذي يساعد نقل شق الفوسفات من مركب أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP الى الجلوكوز مكونا جلوكوز-٦-فوسفات .

### خامسا : انزيمات التشابهة Isomerising enzymes

تستطيع إنزيمات التشابهة تكوين المواد المتشابهة ومن أمثلتها :

١- انزيمات التشابهة الأيزوميرى مثل Phosphotriose isomerase الذى يساعد على تحول كل من فو- ثنائى هيدروكسى اسيتون و فو- جليسرالدهيد الى الآخر .

٢- إنزيمات التثابة الميوتيزي مثل فسفوجلوكوميوتيز Phosphoglucomutase ويختص بتحويل الفاجلوكوز  $^{-1}$  فوسفات الى جلوكوز  $^{-6}$  فوسفات وبالعكس.

#### سادسا : إنزيمات الاتصال Linking enzymes

وهي إنزيمات تساعد على عملية اتصال جزئين مع بعضهما ويصاحب هذا التفاعل كسر رابطة بيروفوسفاتية ويحتمل اشتراك نيوكليوتيد ثلاثي الفوسفات ATP في التفاعل ومن أمثلة إنزيمات الاتصال الانزيم المسمى ثيوكاينيز Thiokinase الذي يساعد اتصال جزئ الخلات acetate مع جزئ قرين الانزيم  $Co \sim A \text{ SH}$  وذلك باشتراك أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP ويتكون مركب  $acetyl \text{ Co} \sim A$  و أدينوسين أحادي الفوسفات AMP وينفرد ذرتين فسفور.

مراجع مختارة :

- 1- Bohinski, R.C. (1979): Modern Concepts in Biochemistry, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- 2- Goodwin, T.W. and Meercer, E.I. (1973): Introduction to plant Biochemistry. New York: Pergamon Press.
- 3- Lehninger, A.L. (1982): Principles of Biochemistry, New York: Worth.
- 4- McGilvery, R.W. and Goldstein, G. (1979): Biochemistry: A Functional Approach. Philadelphia: Saunders.
- 5- Metzler, E.D. (1979): Biochemistry, New York: Academic Press.
- 6- Phillips, D.A.; Daniel, R.M; Appleby, C.A. and Evans, H.J. (1973): Isolation from Rhizobium of factors which transfer electrons to soybean nitrogenase. Plant Physiol 51: 136- 141.
- 7- Preiss, J. and Kosuge, T. (1976): Regulation of enzyme activity in metabolic pathways. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., Plant Biochemistry, 3rd ed. New York: Academic Press.
- 8- Smith, H., ed. (1979): The Molecular Biology of Plant Cells. Berkeley: University of California Press.
- 9- Stryer, L. (1981) Biochemistry, 2nd ed. San Francisco: Freeman.

**الفصل الثامن**  
**الأيض (التحول الغذائي)**  
***METABOLISM***



## مقدمة

يحصل النبات الأخضر على مواد الغدائية من البيئة المحيطة به وهى فى الغالب مركبات غير عضوية بسيطة يستطيع النبات ان يبني منها انواعا متعددة من المركبات التى تتفاوت فى درجة تعقيدها ، مثل المواد الكربوأيديراتية والمواد البروتينية والدهون والأنزيمات والفيتامينات والأحماض العضوية والهرمونات وغيرها . لذلك نعرف النباتات الخضراء بأنها ذاتية التغذية أى أنها تقوم بنفسها بإعداد المادة العضوية اللازمة لنموها . أما النباتات غير الخضراء والحيوانات فتعرف بأنها غير ذاتية التغذية إذ أنه يلزم لنموها إمدادها بالمواد العضوية المختلفة والتى تحصل عليها من النباتات الخضراء . والنبات الأخضر يحصل على غذائه من مصدرين الأول هو التربة ويحصل منها على الماء والأملاح الذائبة والمصدر الثانى هو الهواء ويأخذ منه النبات ثانى أكسيد الكربون ، ويحتاج النبات لتكوين مثل هذه المركبات المعقدة ساقطة الكربون الى نيتريت كميات كبيرة من الطاقة فى جزيئاتها وهذه الطاقة تبقى كامنة بها طالما بقيت هذه المواد على حالتها . ويطلق على العمليات الكيميائية التى تتم داخل النبات ، التى تؤدى الى تكوين هذه المركبات العضوية المختلفة اسم البناء .

وقد يستخدم النبات بعض هذه المركبات فى بناء جسمه ، كما قد يتراكم بعضها الآخر داخل الخلية النباتية وتستعمل تدريجيا فيما بعد فى عمليات أخرى ومن هذه العمليات عملية تجزئة أو تفتيت المركبات المعقدة الى مركبات أقل تعقيدا أو الى مكوناتها الأصلية البسيطة ، وهذا يؤدى الى إطلاق بعض أو كل الطاقة التى كانت كامنة بجزيئات المركبات المعقدة ، وبذلك يتمكن النبات من استغلال هذه الطاقة فى عملياته الحيوية المختلفة . ويطلق على مثل هذه العمليات المؤدية الى إطلاق الطاقة الكامنة اسم الهدم كما يطلق على ما يحدث داخل الخلايا النباتية من عمليات البناء والهدم اسم الأيض أو التحول الغذائى .

تحدث عمليتا البناء والهدم فى النبات جنبا الى جنب ، ويكون التوازن بين البناء والهدم فى صالح أولهما أثناء نمو النبات ، غير أنه يحدث أحيانا ان يختل النظام

الداخلي للبروتوبلازم ويفقد سيطرته على عمليات التحول الغذائي نتيجة لعوامل داخلية أو خارجية عارضة مما يؤدي الى حدوث الانحلال الذاتي الذي ينتج عنه تراكم منتجات ليس من المؤلف وجودها بالنبات في الحالة الطبيعية ، فمثلا اذا وضع النبات في وسط خال من الأوكسجين - وهذه الحالة غير طبيعية بالنسبة للنبات - فان النبات يضطر الى التنفس اللا أكسجيني ويكون نتيجتها تراكم مواد ضارة وسامة بأنسجة النبات مثل الكحول والاسيتالدهيد .

مما تقدم يتضح أن التحول الغذائي يشتمل على عمليتين أساسيتين هما :

• عملية البناء Anabolism وفيها يستخدم النبات المواد البسيطة في بناء المواد الأكثر تعقيدا مع استعمال الطاقة وتنشيتها .

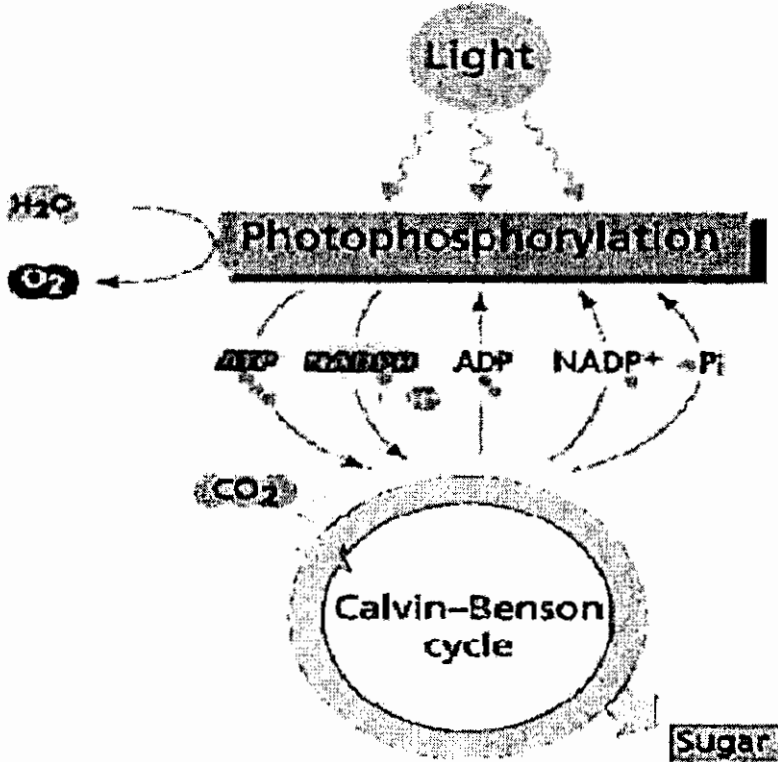
وعملية البناء تشمل بناء المواد الكربوهيدراتية وبناء المواد الأزوتية وبناء المواد الدهنية .

• عملية الهدم Catabolism وفيها يتم تجزئة المركبات المعقدة الى مركبات أقل تعقيدا أو الى مكوناتها الأصلية البسيطة ويصحب ذلك انطلاق الطاقة التي كانت مختزنة بجزيئات المركبات المعقدة .

### أولا البناء Anabolism :

بناء المواد الكربوهيدراتية Carbohydrate synthesis أو البناء الضوئي Photosynthesis. البناء الضوئي عبارة عن العملية التي تبنى فيها الخلايا النباتية الخضراء مواد كربوهيدراتية معينة من ثاني أوكسيد الكربون والماء في وجود الطاقة الضوئية وفيها يتصاعد الأوكسجين كناتج ثانوي هذا ويمكن تعريف البناء الضوئي أيضا بأنها عملية تحويل الطاقة الضوئية الى طاقة كيميائية تستغل في بناء المواد الكربوهيدراتية ك  $C_6H_{12}O_6$  الموجود في الجو .





وكثيرا ما تستعمل عبارة التمثيل الكربوني للدلالة على هذه العملية ، إلا أن الاستعمال الشائع لكلمة التمثيل للتعبير عن العملية التي تندمج فيها الأغذية في تركيب جسم النبات ، يجعل من غير المرغوب فيه استعمال هذا الاصطلاح ( التمثيل الكربوني ) كمرادف للبناء الضوئي .

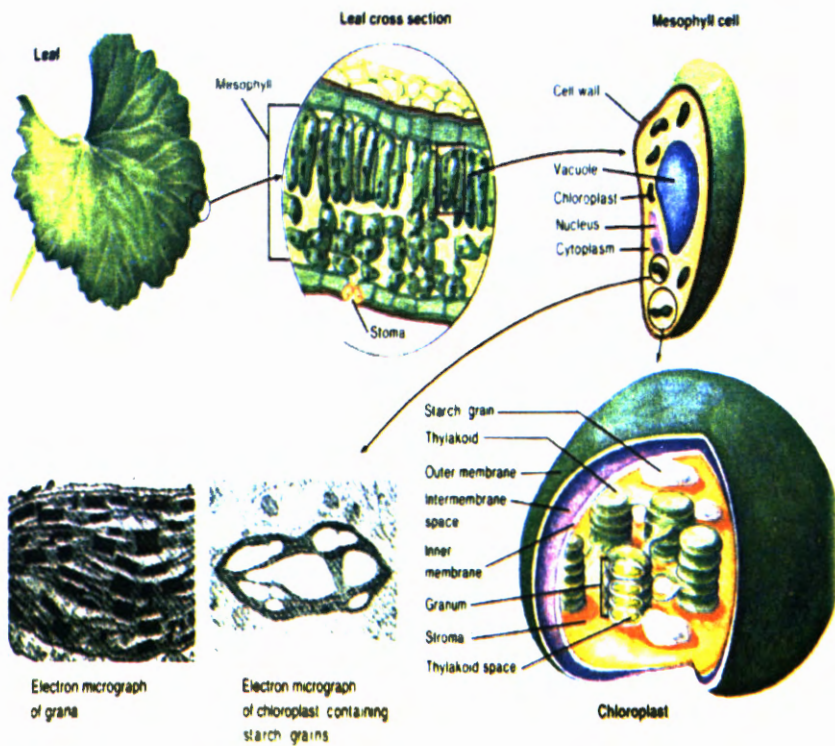
#### أهميتها :

أن معظم الكائنات الحية تعيش علي حساب الثروة المادية والطاقة علي الأرض في كل صورها ومصدرها الوحيد هو الشمس . وأهم مصنع يستطيع تحويل الطاقة الضوئية المنبعثة من الشمس الي طاقة كيميائية هو النبات الأخضر و الذي يقوم بتخزين الطاقة في صورة مركبات عضوية معقدة يتكون منها تركيبة الخلوي و كذلك يستغل تلك المركبات العضوية في بناء جسم الحيوانات و الذي يقوم الأخير بأكسديتها و تحويلها الي طاقة حركية و طاقة تستغل في النشاط الحيوي لهذه الكائنات الحية و التي

تنتهى جميعها بالموت والتحلل الميكروبي الى العناصر الاساسية التى يمتصها النبات مرة أخرى ليعيد بناء المركبات العضوية من المواد البسيطة الممتصة من التربة بالاضافة للمتكونة من عملية البناء الضوئي .

### جهاز البناء الضوئي :

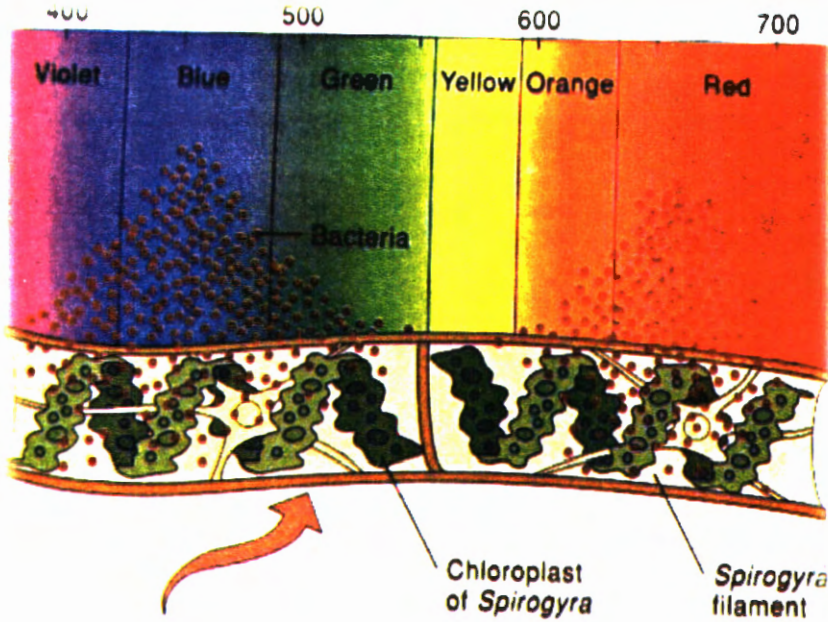
أن معظم عملية التمثيل الضوئي تتم في الأوراق الخضراء والتي يلائمها تركيبها التشريحي للقيام بهذه العملية بكفاءة تامة . و يحتوي بروتوبلازم خلايا الميزوفيل العمادية والأسفنجية علي أعداد كبيرة من البلاستيدات الخضراء أو الكلوروبلاست (١٠٠ لكل خلية) و تعتبر كل بلاستيدة خضراء (كلوروبلاست) جهازا كاملا يمكنه القيام مستقلا بعملية البناء الضوئي اذ أنه يحتوي علي كل الانزيمات والمركبات اللازمة للقيام بهذه العملية الحيوية .



### طبيعة الضوء :

عند تحويل الأيدروجين الي هليوم في جسم الشمس تنطلق أنواع مختلفة من الأشعة ورغم هذه الاختلافات بين أنواع الأشعة الا أنها اجمالاً تعتبر كجزء من طاقة الاطيف المستمرة والتي تختلف فيما بينها في طول موجات تلك الأشعة.

إن مجال الضوء المرئي يمتد من طول موجي ٤٠٠ الي ٧٠٠ ملليمكرون تقريباً هذه الموجات تعتبر مسارا لجزيئات متناهية في الصغر هي الفوتونات والتي يمكن تمثيل كل منها بكيس صغير مملوء بطاقة معينة ( تتوقف علي نوع الضوء ).



يؤدي تصادم تلك الفوتونات بالصبغات النباتية التي فقد طاقتها وتكتسبها الصبغة وتحرك الإلكترونات الواقعة في مستويات مختلفة حول أنوية ذرات هذه الصبغات الي مستويات من الطاقة أعلى من المستوي التي كانت واقعة به وتصبح بذلك الصبغة في حالة نشطة وتستمر في هذه الحالة لمدة قصيرة جداً تصل الي جزء من الثانية حيث يسقط بعدها الإلكترون الي مجاله السابق الاقل نشاطاً ( أي اقرب الي النواة )، والطاقة

الناجمة من فقد هذا الألكترون لطاقتة تتفرد عملا معينا وهذه الطاقة والتي تسمى بطاقة التنشيط تنطلق في صورة حرارة منعكسة أو بأعطاء هذه الطاقة لمركب آخر أو تستغل في تفاعل كيميائي معين كما يحدث في عمليات الأكسدة و الاختزال .

ولصبغات النبات المختلفة القدرة علي القيام بكل هذه الظواهر السابق ذكرها فاثناء عملية البناء الضوئي نجد أن جزيئات الكلورفيل تفقد وتعيد كمية غير قليلة من الضوء بينما نجد ان بعض الصبغات الأخرى مثل الكاروتنويدات و المصاحبة للكلورفيل تمتص الطاقة الضوئية وتنقلها للكلورفيل اما التي يتحصل عليها الكلورفيل فيستغلها في اختزال بعض المركبات أثناء عملية البناء الضوئي للكربوهيدرات .

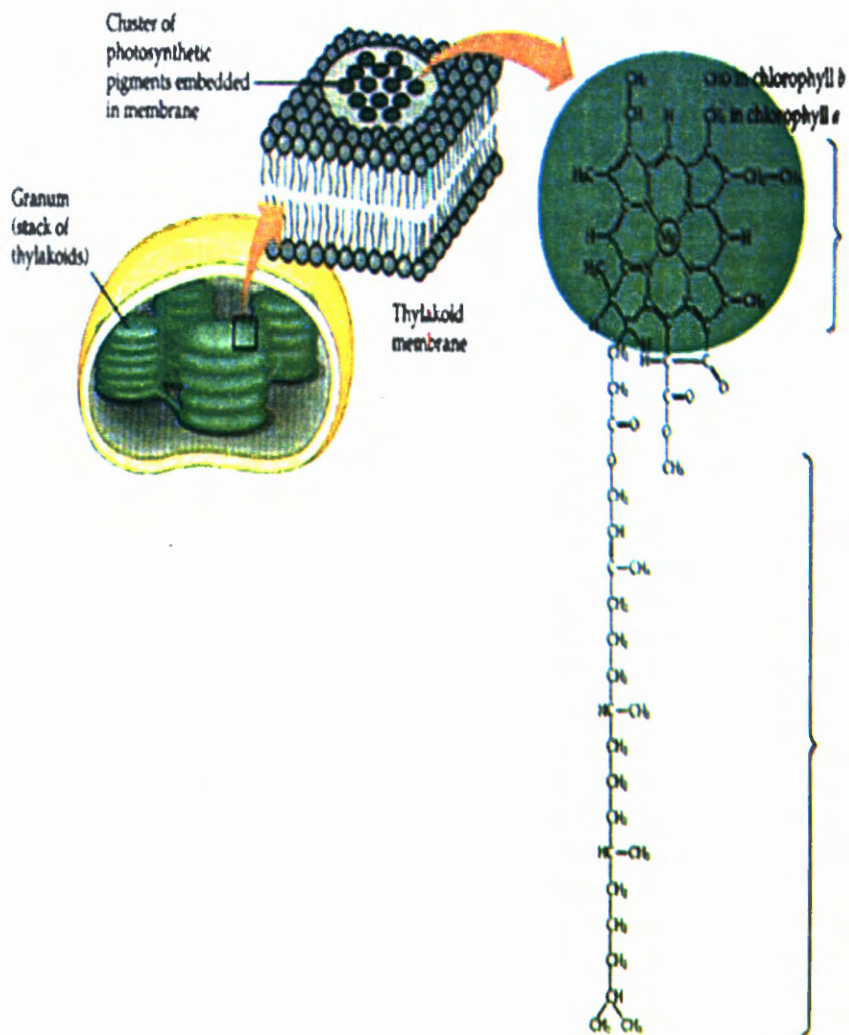
### صبغات البناء الضوئي :

توجد الصبغات في البلاستيدات وتنقسم الى :

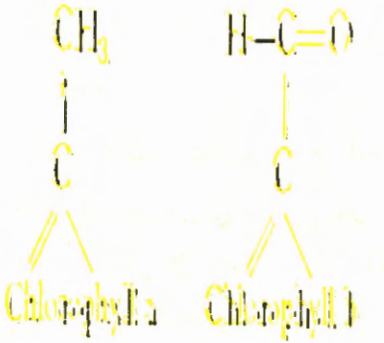
١- صبغة الكلورفيل Chlorophyll pigments الكلورفيل هو الصبغة الخضراء في النبات وهو أهم الصبغات لعملية التمثيل الضوئي و حتي اليوم أمكن التعرف علي ثمان انواع من الكلورفيل و هي كلورفيل E , d , c , b , a , Chiorozum chlorophyll Bacteriochlorophyll (b) bacteriochlorophyll ( a ) أهمهم علي الاطلاق هي كلوروفيل a , b لتواجدهم في بلاستيدات الخلايا النباتية أما بقية الأنواع فتوجد في الكائنات الدقيقة ذاتية التغذية مثل الطحالب الخضراء و البكتريا .

كلوروفيل a يعطي لون اخضر مصفر، كلوروفيل b عادة يكون ذو لون اخضر مزرق . أما عن التركيب الكيميائي للكلورفيل فهو يتركب من أربع وحدات من البروفيرين ويوجد المغنسيوم في صورته الغير متأينة يتوسط جزئ الكلورفيل .

ويعتبر الكلورفيلات عبارة عن استرات ( اتحاد حامض بكحول ) لأحماض ثنائية تسمى الكلوروفيلين chlorophyllins متحدة مع الميثانول وكحول الفينول .







ويختلف كلورفيل أ عن  
كلورفيل ب في ارتباط ذرة  
الكربون رقم ٣ في جزئ  
الكلورفيل أ بمجموعه ميثيل  
في حين تكون في كلورفيل ب  
مجموعه الدهيد

وقد لوحظ أن غالبية امتصاص الكلورفيل للضوء يكون في مجال الطيفين الأزرق والأحمر أي علي موجات ٤٣٠-٦٥٠ ملليمكرون ٠ الا أن هناك بعض الشواهد على أن كفاءة عملية البناء الضوئي بالنباتات الخضراء تكون أعلى عند تعويض النباتات للضوء الأزرق ( فيما عدا الكلورفيل البكتيري والذي يمتص الاشعة تحت الحمراء و الطيف الأزرق البنفسجي )

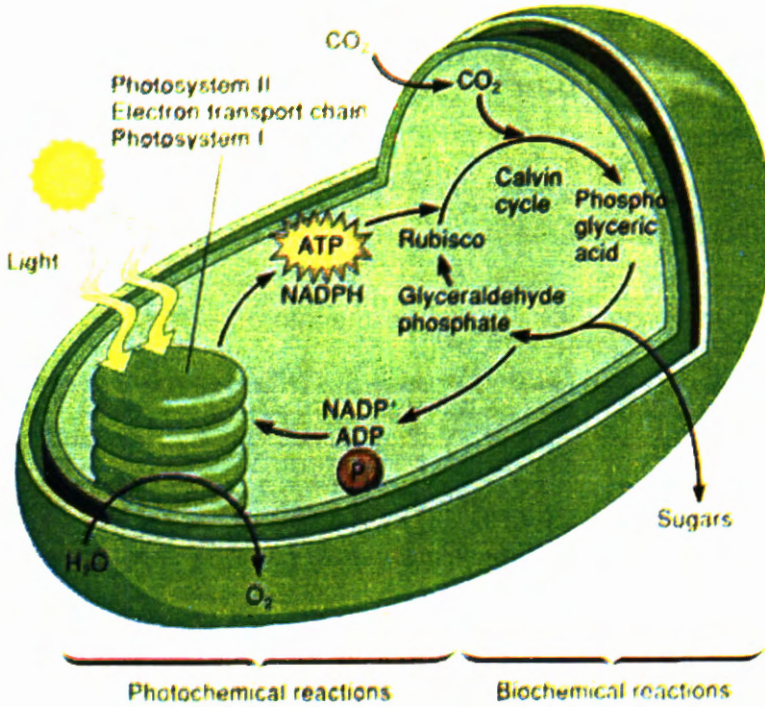
٢- الكاروتينيدات Carotenoid pigments هي مجموعة من الصبغات التي لها علاقة وثيقة بعملية البناء الضوئي وهي مركبات ليبيدية يتراوح لونها من الأصفر حتي البنفسجي وتتواجد في البلاستيدات الخضراء جنبا الي جنب مع الكلورفيل بنسبة: ٣:١ ، وتعتبر جميع الكاروتينيدات هيدروكربونات غير مشبعة و سريعة الأكسدة في وجود الأوكسجين وتنقسم هذه الصبغات الي مجموعتين هما الكاروتين مثل كاروتين a , b والليكوبين والزانتوفيل ٠

ولكن الزانتوفيل أكثر أكسدة من الأولي حيث يقل عنها بذرة هيدروجين ويوجد بها ذرتي أوكسجين مع عدم وجوده بالكاروتينات وله عدة أنواع تمتص الكاروتينات الاطيف أساسا الطيف الأزرق (٤٦٠-٤٨٠ ملليمكرون) من الضوء وقد تمتص هذه الصبغات جزءا من الطيف الأزرق والبنفسجي وقد تبين أيضا انها تمتص بعض الموجات الخاصة بالاشعة فوق بنفسجية وتقوم هذه الصبغات بالاحاطة بجزئيات

الكلورفيل وكثيرا ما تحميه من الأكسدة الضوئية وكذلك تمتص الطاقة وتنقلها الى الكلورفيل.

### الجهاز التمثيلي:

تتم عملية البناء الضوئي داخل البلاستيدات الخضراء التي تتركب من جسيمات محاطة بغشاء سيتوبلازمي مزدوج يحوي بداخله سائل Stroma وبها صفائح تعرف بال Grana تسمى كل واحدة من تلك الصفائح باسم Granum تحتوي علي الصبغات و الانزيمات الخاصة بعملية التمثيل .



يوجد بكل بلاستيدة ٦٠ جرابا و يتم تحول الطاقة الضوئية الي طاقة كيميائية في Grana حيث تحتوي علي الصبغات و الانزيمات الخاصة بعملية التمثيل . وينفرد الأوكسجين داخل الجرابا في حين يتم في الاستروما اختزال ثاني اكسيد الكربون وتكون الكربوهيدرات .



## ميكانيكية عملية البناء الضوئي :

يمكن تقسيم البناء الضوئي الي جزئين رئيسيين هما التفاعل الضوئي أو Hill reaction ، و الجزء الثاني و يعرف باسم Dark reaction ويعرف الأول باسم طور التحليل الضوئي Photolysis فيه يمتص الكلورفيل الطاقة الضوئية التي تشجع انشطار الماء الي أوكسجين وأيدروجين ، بتساعد الأوكسجين اما الأيدروجين فيتحد مع مستقبل هو NADP .

نتيجة امتصاص الكلورفيل للضوء الأزرق والأحمر يفقد الكترونا فتجذب الألكترونات النشطة السالبة داخل الجرانا بواسطة مستقبلات الكترونية وفي أثناء عملية الانتقال فان طاقة الكترون تتخفض والطاقة المنطلقة تمتص بواسطة ADP لتكوين ATP .

أما التفاعل الثاني والمعروف Dark reaction وهو تفاعل كيميائي يعرف باسم Fixation cycle ، هذا التفاعل لا يحتاج الي ضوء وليس معني أن اسمه تفاعل الظلام أنه يتم في الظلام بل يعني ان الضوء غير ضروري لاتمامه و يتم فيه تثبيت ك<sup>أ</sup> و تكوين المواد الكربوهيدراتية .

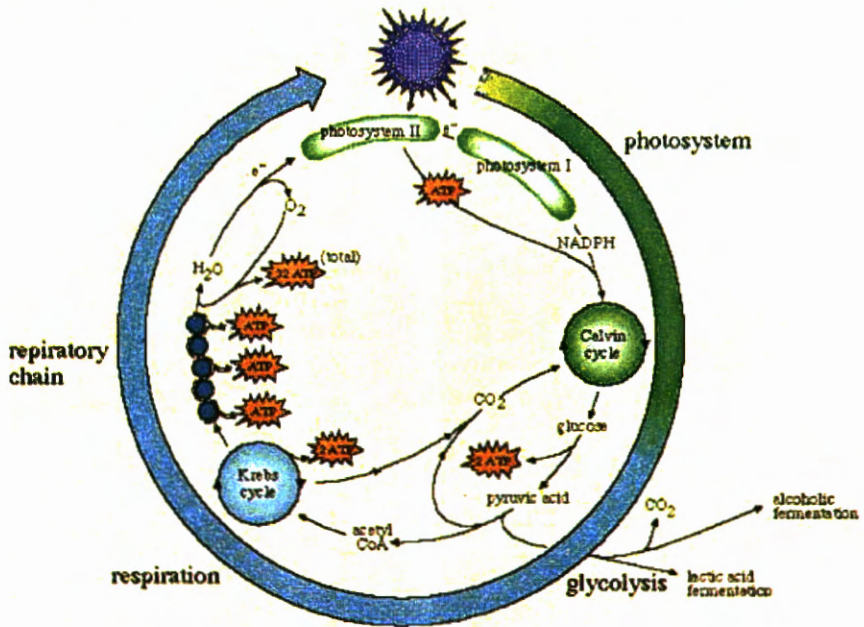
## اولا : التفاعل الضوئي أو تفاعل هيل Hill reaction :

قام العالم Robert Hill سنة ١٩٣٧ بمحاولة لدراسة تفاعلات عملية البناء الضوئي عن طريق اجراء بحوث علي بلاستيدات خضراء معزولة بدلاً من اجرائها علي نباتات كاملة وقد وجد أن البلاستيدات الخضراء المعزولة كانت قادرة علي انتاج الأوكسجين أي قادره علي اتمام التفاعل الضوئي وذلك في وجود عوامل مؤكسدة ( اي قادرة علي اكسدة المركبات وتصبح هي مختزلة) مثل مركبات السيانيد الحديدية Ferrocyanide ومركبات اكسالات البوتاسيوم الحديدية Ferric potassium oxalate ومركبات الكرينون التي تختزل الي الهيدروكونيون ، حيث تتحول أيونات الحديدك الي

حديدور ويتأكسد الماء أي تحل تلك المركبات محل NADP والذي يعتبر مستقبل الأيدروجين في عملية البناء الضوئي

عند سقوط الضوء الذي طول الذي طول موجة ٦٨٠ ملليمكرون علي كلورفيل أ والذي يعرف بالنظام الصبغي الأولي (PSI) Pigment system فيصطدم فوتونات الضوء مع الكلورفيل فيصبح جزئ الكلورفيل مرتفع الطاقة و يتم ذلك بانتقال الكترون من مدار قريب من النواه الي مدار أبعد و يظل جزئ الكلورفيل في تلك الحالة المرتفعة من الطاقة Excited state لفترة وجيزة جدا تبلغ  $10^{-9}$  ثانية فاذا لم تستخدم الطاقة فأنها تتبد في صورة اشعاع Fluorescence .

يتأكسد الكلورفيل في (PSI) يفقد الكترون فيستقبله صبغة Ferredoxin وهي الصبغة التي تستقبل الألكترون وتقوم باختزال NADP وهي عامل مساعد بروتيني . ويتم اختزال المرافق الانزيمي المعروف باسم NADP في وجود أنزيم NADP Reductase - Ferredoxin ويتحول NADP الي NADPH و مصدر الايدروجين هنا هو الماء . لعدم توفر المرافق الانزيمي الحامل للأيدروجين NADP والأنزيم الذي يقوم باختزلة فان صبغة Ferredoxin تدفع تيار الألكترونات الي مستقبلات هي بالترتيب سيتوكروم b ثم سيتوكروم f ثم الي الصبغة Cu-containing Plastocyanine ( PC ) Protein ثم مرة أخرى الي كلورفيل أ حتي يحافظ النظام الصبغي الأول (PSI) علي صورته المختزلة المانحة للألكترونات وفي تلك الدورة يفقد الألكترون طاقة و الذي يمنحها الي المركب ADP ليكون مركب ATP بإضافة الفسفور الي ADP في نظام يعرف باسم الفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic photophosphorylation قد تأتي الألكترونات من أكسدة الماء فعندما يسقط الضوء علي الماء فأن جزيئات الماء تتأكسد الي أيونات أوكسجين تتصاعد وأيدروجين و الكترونات .



يستقبل الإلكترونات صبغة Plastoquinone التي تختزل وتقوم بنقل الإلكترون خلال Cyt b ثم Cyt f ثم الي المركب (PC) Plastocyanine ثم الي كلورفيل a (PSI) لتعويض الإلكترون المفقود والذي استخدم في اختزال NADP الي NADPH وإثناء ذلك يفقد الإلكترون طاقة ويتكون ATP في نظام يعرف باسم الفسفرة الغير دائرية Non cyclic photophosphorylation ثم تستعويض صبغة Plastoquinone عن الإلكترون المفقود بالإلكترون آخر من أكسدة الكلورفيل b (PSII) نتيجة أكسدتها ضوئية و يعوض كلورفيل ب الإلكترون المفقود من أيونات الأيدروكسيل الناتجة من الماء . و عليه ينتج من التفاعل الضوئي مركبان هامين لعملية اختزال ثاني أكسيد الكربون هما المركب الغني بالطاقة ATP و كذلك الموافق الانزيمي المختزل  $\text{NADPH}_2$ .

النوعين السابقين من الفسفرة تسميان بالفسفرة الضوئية لتمييزها من النوع الآخر من الفسفرة والتي لا تعتمد علي الضوء لاتمامها كالتى تحدث اثناء التنفس ومن الواضح أن عملية الفسفرة الضوئية اللادائرية هي أساس عملية البناء الضوئي في



النبات الراقى مع امكانية حدوث الفسفرة الضوئية الدائرية جنباً الى جنب معاً أما الفسفرة الدائرية فقد تحدث في النباتات الأقل رقياً حيث تستغل مركبات اختزالية أخرى غير الماء مثل يدكـب وغيرها . و تقوم تلك النباتات باعطاء الأيدروجين و الألكترولونات الي كلورفيل أ مباشرة عن طريق صبغة البلاستوكينون و السيتركرومات و تقوم هذه الكائنات مثل البكتريا بالحصول علي الطاقة عن طريق أكسدة هذه المركبات المختزلة بعملية تسمى البناء الكيميائي Chemosynthesis .

### ثانياً : تفاعل الظلام او تفاعل بلاكمان Blackman reaction :

هذا التفاعل الكيميائي لايتطلب وجود الضوء ويعرف بتفاعل الظلام وقد أتضح أن تفكك الماء هو الجزء من عملية البناء الضوئي الذى يتطلب وجود الضوء أما أختزال ثانى أكسيد الكربون وتحويله الى مادة كربوأيدراتية فيكون الجزء من عملية البناء الذى لايتطلب وجود الضوء .

وهكذا أوضحت تجارب هل Hill عام ١٩٣٧ الدور الذى يقوم به الضوء فى عملية البناء الضوئي وذلك باستعمال بلاستيدات خضراء معزولة من النباتات . فإضاءة معلق البلاستيدات الخضراء فى غياب ثانى أكسيد الكربون تؤدى - اذا وجد مستقبل مناسب للأيدروجين - إلى أنشقاق الماء الى الأكسجين والأيدروجين :



عندما أستعمل بنسون وكالفين Benson & Calvin عام ٤٩ - ١٩٥٠ الكربون  $^{14}C$  فى صورة ثانى أكسيد الكربون فى تجارب البناء الضوئي تبين أنه عندما أضيفت خلايا النبات مدة طويلة نسبياً (٣٠ دقيقة) ظهر الكربون المشع فى جزيئات المادة السكرية المتكونة ولكن الاضاءة لمدة خمس ثوان أدت الى ظهور ٧٠% من الكربون المشع فى حامض الفسفوجليسريك يحتوى على ٣ ذرات كربون مما يدل على أنه الناتج الوسطى الأساسى فى عملية تحويل ك أ الى سكر وعندما طالقت فترة التجربة عن ٥ ثوان ظهر الكربون المشع فى مركبات أخرى ثبت أن بعضها نواتج

وسطية في عملية التنفس وقد أستنتج بنسون وكالفين أن المرحلة التي يتم فيها اختزال ك<sup>٢</sup> في عملية البناء الضوئي يمكن أن تسير في اتجاه عكسي لما يحدث في التنفس . ويمكن تلخيص أهم التفاعلات فيما يلي :

١- يتحد ك<sup>٢</sup> مع مركب خماسي ذرات الكربون هوريبيلوز ثنائي الفوسفات وينتج عن هذا الاتحاد جزيئين من حمض الفوسفوجلوسريك .

٢- يختزل هذا الحمض في الضوء الى ألدهيد الفوسفوجلوسريك الذي يتكثف في خطوات مماثلة لعكس ما يحدث في التنفس - الى سكر سداسي ثنائي الفوسفات هو " فركتوز ١ ، ٦ ثنائي الفوسفات الذي يعتبر مصدرا للسكريات الأحادية والسكريوز والنشا المكونة أثناء البناء الضوئي .

### العوامل المؤثرة علي عملية البناء الضوئي :

#### أ- العوامل الخارجية :

##### ١- الضوء :

عند معدلات مناسبة من الحرارة وثاني اكسيد الكربون نجد أن معدل عملية البناء الضوئي تزداد بازدياد الكثافة الضوئية الي حد اقصى يقل بعده معدل عملية البناء الضوئي ، وعند ازدياد الطاقة الضوئية الي حد بعيد نجد أن هناك عامل آخر يبدأ في التداخل في عملية البناء وهو الاكسدة الضوئية Photo-oxidation بمركبات الخلية الحية مما يؤدي الي استخدام الأوكسجين المتصاعد من عملية البناء الضوئي في أكسدة الكثير من محتويات الخلية وتسمى هذه الظاهرة Secularization اما من حيث أطوال الموجات الضوئية فقد بينا أن هناك موجات تزيد عندها كفاءة البلاستيدات الخضراء في امتصاص الضوء مثل الازرق والاحمر ( ٤٦٦ - ٦٥٠ ملليمكرون ) و لذلك فان كفاءة عملية البناء بالتالي تصل الي اقصاها عند هذه الموجات .

## ٢- تركيز ثاني أكسيد الكربون :

عند درجات حرارة وكثافة ضوئية ملائمة نجد أن ك<sup>٢</sup> يعتبر العامل المحدد لسرعة عملية التمثيل الضوئي . و يتأثر محتوى الهواء الجوي بثاني أكسيد الكربون بمستوي الرطوبة الجوية فعند ارتفاع رطوبة الجو يزداد تركيز ك<sup>٢</sup> ولذلك عادة ما يلاحظ ازدياد معدل البناء الضوئي في الأيام ذات الضباب عن غيرها إذا كانت العوامل الأخرى غير محددة لهذه العملية . وقد وجد أن عملية البناء الضوئي تستمر في الأسراع كلما ارتفع تركيز ك<sup>٢</sup> بالجو الي أن يصل الي ٠.١٥% ولكن لمدد محددة حيث أن استمرار زيادة التركيز الي ١٠-١٥ يوم يؤدي الي ظهور بعض الأضرار علي النباتات .

## ٣- درجة الحرارة :

تختلف درجة الحرارة المثلى باختلاف طبيعة النبات وطبيعة البيئة ومدى تأقلمة معها . ورغم اتساع المدى الحراري الذي يتم عنده عملية البناء الضوئي إلا أنه يلاحظ أن أنسب درجات حرارية بالنسبة لأغلب النباتات النامية بالأجواء المعتدلة يصل ما بين ١٠-٣٥ °م ويلاحظ أن معدل سرعة عملية البناء الضوئي يستمر في الارتفاع بارتفاع درجات الحرارة من ١٠ الي ٢٥ °م بالنسبة لأغلب النباتات . ويؤدي رفع درجة الحرارة عن المعدل السابق الي انخفاض سرعة عملية البناء و يرجع ذلك أساسا للتأثير الضار للحرارة المرتفعة علي بروتوبلازم الخلايا الحية وخاصة الانزيمات المتواجدة بها كما قد يرجع التأثير الضار الي تراكم نواتج عملية البناء أو قد يرجع التأثير الي قلة كفاءة ذوبان ك<sup>٢</sup> في بخار الماء بغرف الثغر وبالتالي قلة ما يصل منه الي البلاستيدات .

## ٤- الماء :

وجد أن الكمية اللازمة من الماء لاستمرار عملية البناء الضوئي تقدر بحوالي ١ % فقط من جملة الماء الممتص بواسطة النبات . وقد لوحظ أن معدل أو سرعة البناء الضوئي يرتفع إذا ما حدث جفاف بسيط بالأوراق ( ١٥ % فقد ماء ) ولكن هذا المعدل ينخفض تماما إذا ما وجد جفاف شديد بهذه الأوراق ( ٤٥ % فقد ماء ) حيث أن فقد الماء الذي يبدأ بالخلايا الحارسة يؤدي الي الانكماش وبالتالي قفل الثغور فيقل معدل التمثيل تبعاً لذلك و يؤدي الجفاف أيضا الي قلة قابلية الأغشية البلازمية للنفاذية وجفاف الأنزيمات النسبي والتي يلزم لها درجة تبلي عالية وقد يؤدي الجفاف الي قلة سرعة تكوين المواد الكربوهيدراتية المتكونة من عملية البناء مما يؤدي الي تراكمها في الأوراق وبالتالي بطء سرعة عملية البناء .

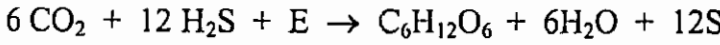
## ٥- تأثير العناصر الغذائية :

عند نقص بعض العناصر مثل ن ، بو ، مغ يلاحظ قلة معدل عملية البناء الضوئي لكونها عوامل مساعدة لبعض الأنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام أو لضرورة وجودها لاتمام عملية تفاعل الضوء مثل الكلورين والذي يؤدي نقصه الي عدم امكان نقل الألكترونات من الماء الي كلورفيل ( ب ) وقد يكون نقص العنصر مؤثرا علي بناء الكلورفيل نفسه كما في حالة نقص الحديد أو النتروجين أو المغنسيوم وغيرها كما ان يدخل كمادة تفاعل أثناء تفاعلات الظلام .

## البناء الضوئي والكيميائي في البكتريا :

تستطيع بعض الكائنات الدقيقة كالبكتريا بناء المواد العضوية الغنية بالطاقة من ثاني أكسيد الكربون والماء وتحصل بعض هذه البكتريا على الطاقة اللازمة لهذا البناء من الضوء غير أن بعضها الآخر يحصل على الطاقة اللازمة من الطاقة المنطلقة من بعض التفاعلات الكيميائية أثناء تنفسها .

والبكتريا التى تستخدم الطاقة الضوئية تحتوى على صبغ واحد يشبه الكلوروفيل ومن أهم أنواعها بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية ويتضح التفاعل من المعادلة:

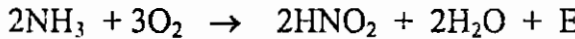


ويمكن ملاحظة أن كبريتيد الأيدروجين قد أستعمل كمانح أيدروجينى بدلا من الماء الذى يستعمل فى النباتات الخضراء العادية .

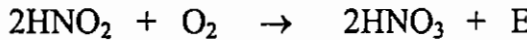
وفى الأنواع الأخرى من البكتريا التى تستخدم الطاقة المنطلقة من التفاعلات الكيميائية لبناء مواد عضوية معقدة قد أطلق على عملية بناء المواد الكربوهيدراتية التى تتم على حساب هذه الطاقة الكيميائية البناء الكيميائى Chemosynthesis وذلك تمييزا له عن البناء الضوئى الذى تستخدم فيه الطاقة الضوئية .

ومن أمثلة هذه البكتيريا بكتيريا النيترة وبكتيريا الكبريت عديمة اللون وبكتيريا الحديد وبكتيريا الهيدروجين .

(١) ومن بكتيريا النيترة بكتيريا النيتروسوموناس Nitrosomonas التى تؤكسد النواشدر أو أملاحه الى حامض النيتروز أو أملاحه كما فى المعادلة :



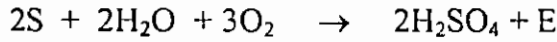
ويتأكسد حامض النيتروز الناتج من هذا التفاعل الى حامض النيتريك فى وجود بكتيريا أخرى هى النيتروباكتري Nitrobacter وذلك كما فى المعادلة :



(٢) وتؤكسد بكتيريا الكبريت مادة كبريتيد الأيدروجين الى الكبريت فى وجود الأكسجين وتتطلق الطاقة :



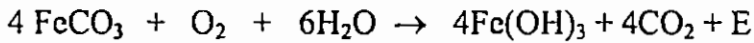
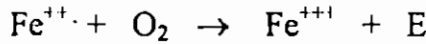




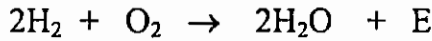
ولا يتراكم حمض الكبريتيك الناتج ، بل تتفاعل مع القواعد الموجودة في الخلايا مكوناً الكبريتات .

وتستخدم البكتيريا الطاقة الناتجة في بناء السكريات من ثاني أكسيد الكربون والماء .

(٣) أما بكتيريا الحديد فتؤكسد مركبات الحديدوز الى الحديدك ويتمثل ذلك من المعادلة الآتية :



(٤) وتحصل بكتيريا الأيدروجين على الطاقة اللازمة للبناء الكيميائي من تأكسد الأيدروجين في المعادلة الآتية :



## مراجع مختارة :

- 1- Adams, P.; Nelson, D. E.; Yamada, S.; Chmara, W.; Jensen, R. G.; Bohnert, H. J. and Griffiths, H. (1998) : Tansley Review No. 97; Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* . New Phytol. 138 : 171-190 .
- 2- Bakrim, N.; Brulfert, J.; Vidal, J. and Chollet, R., (2001) : Phosphoenolpyruvate carboxylase kinase is controlled by a similar signaling cascade in CAM and C<sub>4</sub> plants. Biochem. Biophys. Res. commun. 286 : 1158-1162 .
- 3- Besse, I. and Buchanan, B. B. (1997) : Thioredoxin-linked plant and animal processes : The new generation . Bot. Bull. Acad. Sinica . 38 : 1-11 .
- 4- Chollet, R.; Vidal, J. and O'Leary, M. H. (1996) : Phosphoenolpyruvate carboxylase : A ubiquitous, highly regulated enzyme in plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 47 : 273-298.
- 5- Coursol, S.; Giglioli-Guivarc'h, N.; Vidal, J. and Pierre, J. N. (2000) : An increase in the phosphoinositide-specific phospholipase C activity precedes induction of C<sub>4</sub> Phosphoenolpyruvate carboxylase phosphorylation in illuminated and NH<sub>4</sub>Cl-treated protoplasts from *Digitaria sanguinalis* . Plant J. 23 : 497-506 .
- 6- Craig, S. and Goodchild, D. J. (1997) : Leaf ultrastructure of *Triodia irritans* : A C<sub>4</sub> grass possessing an unusual arrangement of photosynthetic tissues . Aust. J. Bot. 25 : 277-290 .
- 7- Cushman, J. C. (2001) : Crassulacean acid metabolism : A plastic photosynthetic adaptation to arid environments . Plant Physiol. 127 : 1439-1448 .
- 8- Dai, S.; Schwendtmayer, C.; Schürmann, P.; Ramaswamy, A. and Eklund, H. (2000) : Redox signaling in chloroplasts :

- Cleavage of disulfides by an iron-sulfur cluster . Science . 287 : 655-658 .
- 9- Dever, L. V.; Bailry, K. J.; Lacuesta, M.; Leegood, R. C. and Lea, P. J. (1996) : The isolation and characterization of mutants of the C<sub>4</sub> plant *Amaranthus edulis* . Comp. Rend. Acad. Sci., III . 919-959 .
- 10- Drincovich, M. F.; Casati, P. and Andreado, C. S. (2001) : NADP-malic enzyme from plants : A ubiquitous enzyme involved in different metabolic pathways. FEBS Lett. 490 : 1-6.
- 11- Flügge, U. I. and Heldt, H. W. (1991) : Metabolite translocators of the chloroplast envelope . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42 : 129-144 .
- 12- Giglioli- Guivarc'h, N., Pierre, J. N., Brown, S., Chollet, R., Vidal, J. and Gadal, P. (1996) : The light-dependent transduction pathway controlling the regulatory phosphorylation of C<sub>4</sub> Phosphoenolpyruvate carboxylase in protoplasts from *Digitaria sanguinalis* . Plant Cell . 8 : 573-586 .
- 13- Huber, S. C. and Huber, J. L. (1996) : Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 47 : 431-444 .
- 14- Kozaki, A. and Takeba, G. (1996) : Photorespiration protects C<sub>3</sub> plants from photo-oxidation . Nature . 384: 557-560 .
- 15- Leegood, R. C.; Lea, P. J.; Adcock, M. D. and Haeusler, R. D. (1995) : The regulation and control of photorespiration . Exp. Bot. 46 : 1397-1414 .
- 16- Lund, J. E.; Ashton, A. R.; Hatch, M. D. and Heldt, H. W. (2000) : Purification, molecular cloning , and sequence analysis of sucrose-6P-phosphate phosphohydrolase from plants . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97 : 12914-12919 .

- 17- Maier, R. M., Neckermann, K., Igloi, G. L. and Koessel, H. (1995) : Complete sequence of the maize chloroplast genome : Gene content , hotspots of divergence and fine tuning of genetic information by transcript editing . J. Mol. Biol. 251 : 614-628 .
- 18- Marocco, J. P., Ku, M. S. B., Lea P. J., Dever, L. V., Leegood, R. C., Furbank, R. T. and Edwards, G. E., (1998) : Oxygen requirement and inhibition of  $C_4$  photosynthesis ; An analysis of  $C_4$  plants deficient in the  $C_3$  and  $C_4$  cycles. Plant Physiol. 116 : 823 -832 .
- 19- Nimmo, H. G. (2000) : The regulation of P-enolpyruvate carboxylase in CAM plants . Trends Plant Sci. 5 : 75-80 .
- 20- Paul, M.; Sonnewald, U.; Hajirezaei, M.; Dennis, D. and Stitt, M. (1995) : Transgenic tobacco plants with strongly decreased expression of pyrophosphate : Fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase do not differ significantly from wild type in photosynthate partitioning, plant growth or their ability to cope with limiting phosphate, limiting nitrogen and suboptimal temperatures. Planta . 196 : 277-283 .
- 21- Purton, S. (1995) : The chloroplast genome of Chlamydomonas . Sci. Prog. 78 : 205-216 .
- 22- Reinfelder, J. R.; Kraepiel, A. M. L. and Morel, F. M. M. (2000) : Unicellular  $C_4$  photosynthesis in a marine diatom . Nature . 407 : 996-999 .
- 23- Salerno, G. L.; Echeverria, E. and Pontein, H. G. (1996) : Activation of sucrose-phosphate synthase . Cell Mol. Biol. 42 : 665-672 .
- 24- Salvucci, M. E. and Ogren, W. L. (1996) : The mechanism of Rubisco activase : Insights from studies of the properties and structure of the enzyme . Photosynth. Res. 47 : 1-11 .

ثانيا : الهدم

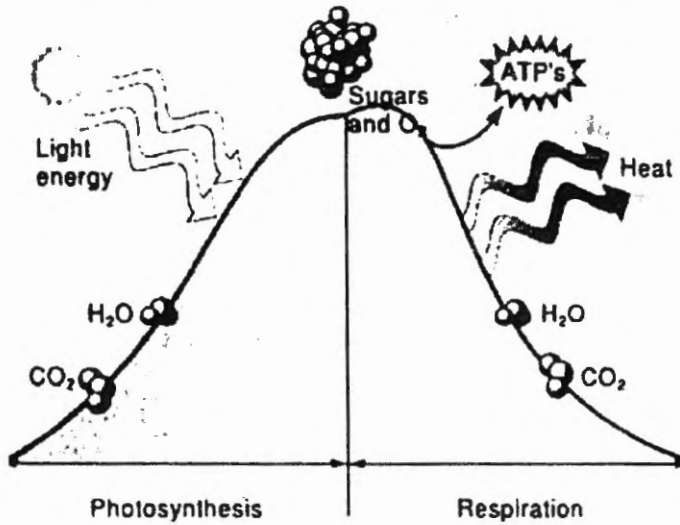
التنفس

*Respiration*



## مقدمة :

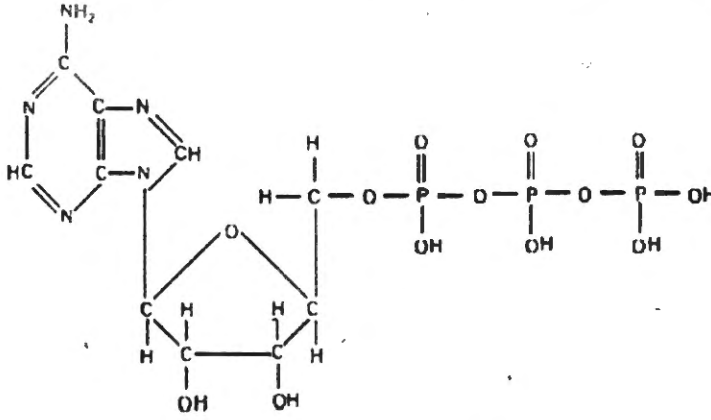
تستمد الكائنات الحية الطاقة المخزنة في المركبات العضوية وذلك أثناء أكسدةها وفتيتها فتطلق الطاقة المخزنة على حالة طاقة نشطة تستغل في العمليات الحيوية المختلفة وكذلك في تنشيط بعض المركبات الكيميائية لتكوين مركبات جديدة تساهم في زيادة كمية البروتوبلازم وبالتالي نمو الكائن الحي وتعرف عملية تفتيت وأكسدة المركبات العضوية ولنطلاق الطاقة المخزنة بها على حالة طاقة حرة بعملية التنفس وعلية فالتنفس هو عملية أكسدة واختزال تحدث في جميع الخلايا الحية فتسبب انطلاق الطاقة الكامنة في المواد المتفاعلة على حالة طاقة نشطة وبالتالي فهي عكس عملية لبناء المعروفة بالتمثيل الضوئي وتعطى نواتج عكسية كما في البيان التالي :



## عملية نقل الطاقة داخل النباتات :-

الطريقة العامة لنقل الطاقة في الكائنات الحية تعتمد علي وجود مركبات مفسفرة  
 Phosphorylated Compounds مثل مركبات ( ADP ) diphosphate (ATP  
 Adenosine triphosphate Adenosine تستطيع تخزين الطاقة ونقلها . الشق

الأساسي في هذه المركبات هو مركب الأدنوزين الذي يتكون من مركب Purines المرتبط بسكر الريبوز وثلاث مجموعات من حمض الفوسفوريك كما في حالة ATP ومجموعتين من الحمض في حالة ADP ويتم الارتباط برابطة استر .



(ATP)

وعند تحلل ATP بتأثير الانزيم المناسب ينتزع شق الفوسفات الطرفي وينتج عن ذلك كمية من الطاقة تعادل ١٢،٠٠٠ سعر لكل جزئ وهي نفس الكمية من الطاقة التي تنتج من تحلل ADP لينتج AMP ، أما شق الفسفور في AMP عند تحلله الي حمض ادينليك ينتج عنه طاقة أقل نسبيا من الطاقة السابقة تقدر بـ ٣٠٠٠ سعر لكل جزئ .

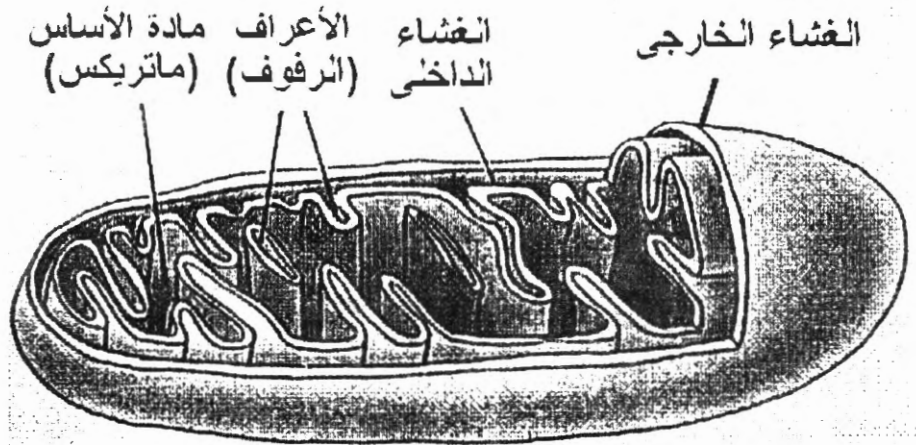
من المفيد ان نسأل أنفسنا عن سبب الفرق الكبير نسبيا في الطاقة الحرة المنفردة من تحلل ATP عن المنفردة من تحلل AMP والسبب يرجع الي أن ذرات الأوكسجين في جزئ البيروفوسفات في ATP و ADP تحمل شحنات سالبة جزيئية كما تحمل ذرات الفوسفور شحنات موجبة وبذلك تلزم وجود كمية كبيرة من الطاقة للتغلب على التنافر بين الشحنات الكهربية المتماثلة على ذرات الأوكسجين وذرات الفوسفور وتطلق الطاقة عند تحلل تلك المركبات وتعرف الرابطة بين جزيئات البيروفوسفات السابقة الذكر بالروابط الغنية بالطاقة Energy-rich phosphate bond ويمكن لمركب مثل ADP من تخزين الطاقة عن طريق ربطة مجموعة فوسفات اليه ليكون



ATP أثناء عملية التنفس ليقوم هو مرة أخرى الي منحها الي مركب آخر في تفاعل حيوي آخر .

مكان حدوث التنفس :

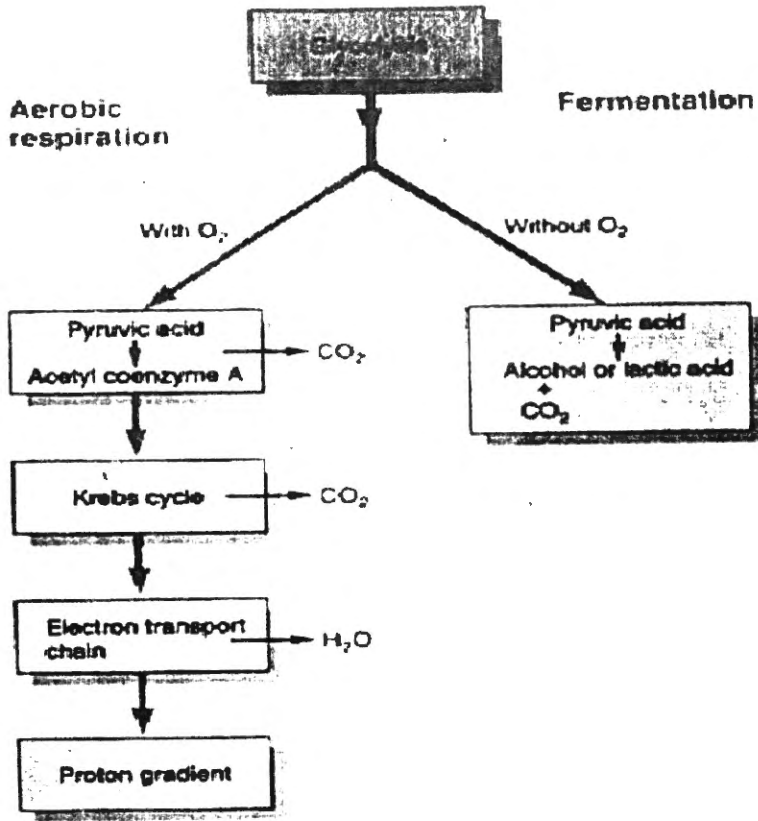
يحدث التنفس في عضويات صغيرة تعرف بالميتوكوندريا هي بمثابة بيت الطاقة حيث تحتوى على انزيمات التنفس وهي أجسام محاطة بوحدين غشائيتين يضمن بداخلهما الحشوة و أنزيمات دورة كريس ومركبات عديدة من نواتج التفاعلات الأنزيمية والسيروكرومات ويلاحظ كثافة الميتوكوندريا في الخلايا النشطة مثل الخلايا لميرستيمية حيث تسود بها الميتوكوندريا . ونظرا لاحتواء الميتوكوندريا علي DNA فان لها القدرة علي الانقسام دون الاعتماد علي النواة .



شكل توضيحي للميتوكوندريا

### آلية التنفس :Mechanism of Respiration

أثبتت الأبحاث تشابة عملية التنفس في جميع الكائنات الحية . ويقسم التنفس الي نوعين من التنفس اللاهوائي في غياب الأوكسجين والتنفس الهوائي .



وتقسم الخطوات التي يمر بها نوعي التنفس الي مرحلتين رئيسيتين هما :-

١- الجلوكوز Glycolysis وفيها تتحول السكريات السداسية (الهكسوزات) الي حامض البيروفيك Pyruvic acid و تتم هذه المرحلة في كلا من التنفس الهوائي واللاهوائي . علي أن هذه المرحلة غير هوائية .

٢- المرحلة الثانية يتحول حامض البيروفيك الي :

- كحول ايثي وثاني اكسيد الكربون كما في الخميرة ويطلق علي هذه العملية عملية التخمر وتتم في غياب الأوكسجين .

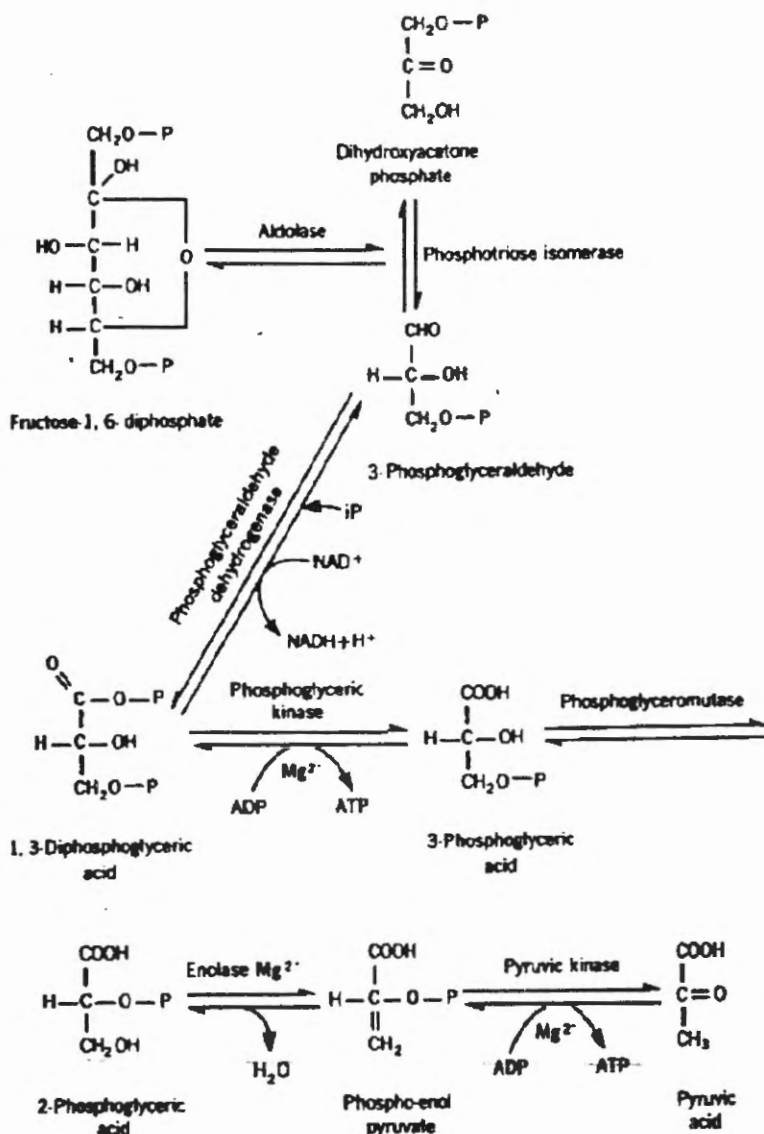
- يتحول حمض البيروفيك الي حمض اللاكتيك كما في - عضلات الحيوان .
- يتحول حمض البيروفيك الي ثاني اكسيد الكربون والماء وذلك في وجود الأوكسجين وفي جميع الاحوال تنفرد الطاقة .

#### أولاً : خطوات الانشطار الجليكولي Glycolysis:

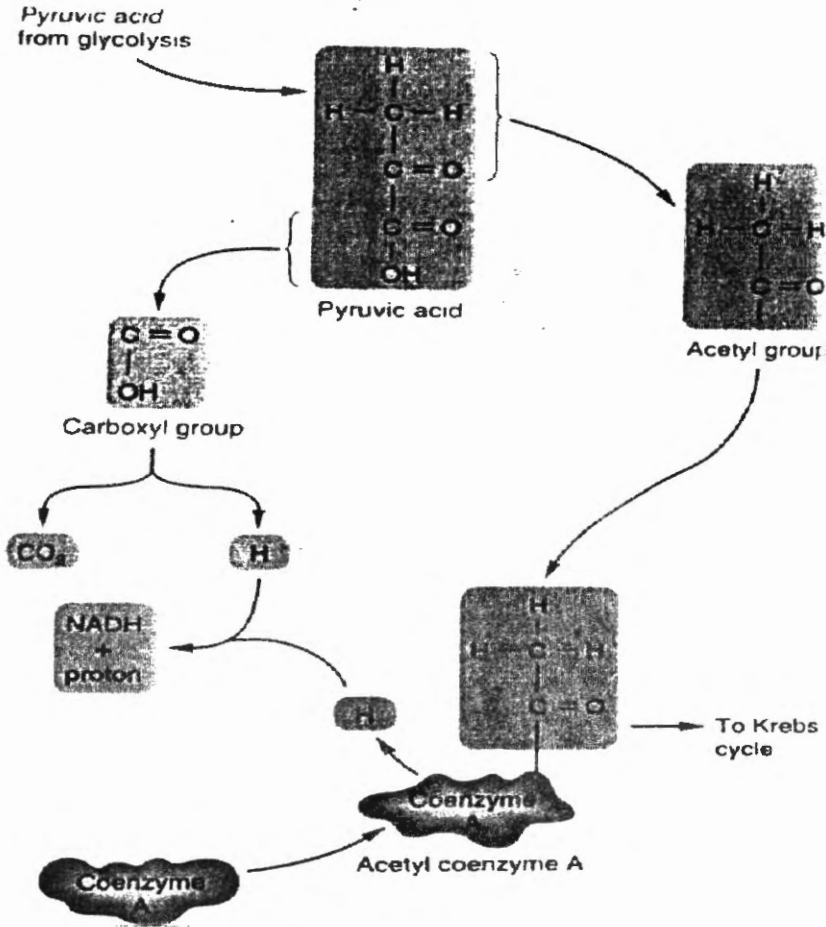
تبدأ تفاعلات تحليل الجليكوجين والنشا بالتحلل الفوسفوري بواسطة انزيم الفوسفويليز الذي يحلل الرابطة الجليكوسيدية 1-4 عند الطرف الغير مختزل بجزئ النشا أو الجليكوجين . ويقوم انزيم الفوسفوريليز بتحلل سلسلة الاميلوبكتين المتفرعة بنسبة ٥٥ % لعدم امكان تخطي الرابطة ١-٦ وينتج عن ذلك الدكسترين الحدي . ثم يتحول فوسفات ١- جلوكوز الي فوسفات ٦- جلوكوز بواسطة انزيم Phosphoglucomutase في وجود المغنسيوم اما الجلوكوز الغير مفسفر فلا بد له من الفسفرة باستخدام ATP عن طريق انزيم Hexokinase ثم يتحول فوسفات ٦- فركتوز بواسطة انزيم Phosphohexoisomerase ثم يقوم انزيم Phosphofructokinase بفسفرة فوسفات ٦- فركتوز الي فوسفات ١, ٦ فركتوز ، عندئذ يتفكك ثنائي فوسفات الفركتوز الي مركبين كل منهما يتكون هيكله الكربوني من ثلاث ذرات كربون هي : فوسفات ثنائي هيدروكسي اسيتون وفوسفات الدهيد الجليسرول بواسطة انزيم Aldolase يقوم انزيم Phosphate triose isomerase بتحول فوسفات هيدروكس الاسيتون الي ٣ فوسفو الدهيد الجليسرول . ثم يحدث اول تفاعل به اكسدة حيث يتأكسد فوسفات الدهيد الجليسرول و يختزل NAD وتحول مجموعة الالدهيد نتيجة للأكسدة الي حمض ويستخدم جزء من الطاقة التي تتطلق في تكوين ATP .

يقوم انزيم Phosphoglyceromutase بتحول ٣ فوسفو الجليسرليك الي ٢ فوسفو الجليسرليك في وجود المغنسيوم . ويتم نزع الماء من المركب السابق في وجود انزيم enolase فيتكون فوسفواينول البيروفيك . ثم يقوم أنزيم Pyruvic kinase بدور

العامل المساعد في تحويل الصورة الأينولية لحمض البيروفيك إلى الصورة الكيتونية الأكثر ثباتاً و يستخدم جزء من الطاقة الناتجة في فسفرة ADP إلى ATP .



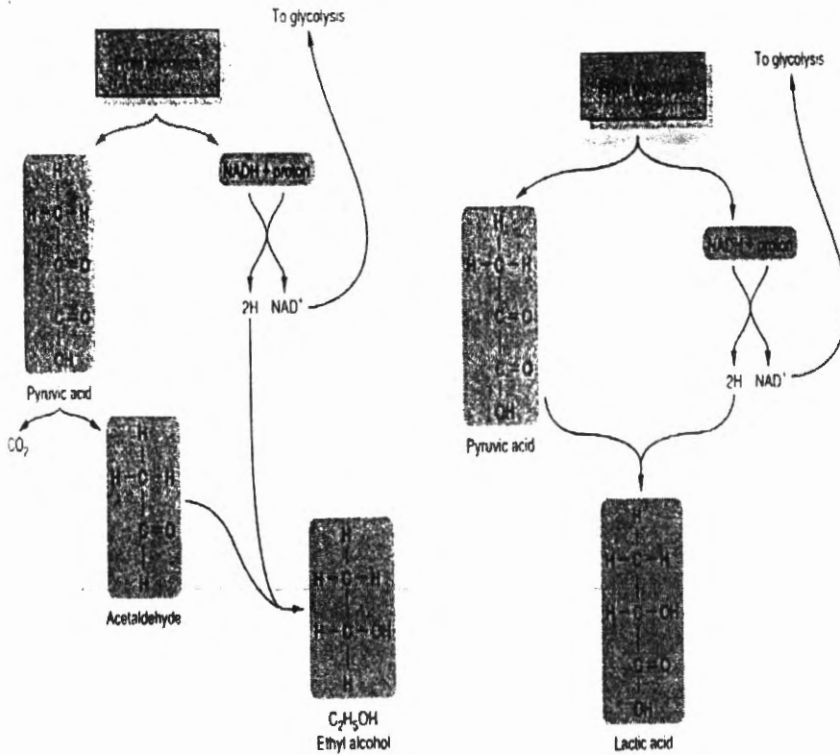
وبذلك تنتهي الجلوكزة وينتج عنها ٤ جزيئات من ATP في حين يستهلك خلالها جزيئان فتكون المحصلة جزيئان فقط من ATP بعد ذلك يدخل حمض البيروفيك في التخمر الكحولي أو التخمر اللاكتيك ليتم التنفس اللاهوائي أو يدخل حمض البيروفيك في دورة السترات ليتم التنفس الهوائي .



ثانيا : المرحلة الثانية :

١- التخمر Fermentation :

كثير من الكائنات الدقيقة كذلك بعض النباتات الراقية تستطيع تفيت السكريات في غياب الأوكسجين وتستعمل الطاقة الناتجة في هذه الحالة في نمو تلك الكائنات. أبسط صور التخمر هو التخمر اللاكتيكي Lactic fermentation حيث يتحول حمض البيروفيك الي حمض لاكتيك . ولا يعرف هذا النوع من التخمر في النباتات الراقية ولكنه منتشر في الكائنات الدقيقة وتستطيع كثير من أنسجة النباتات الراقية بعملية التخمر الكحولي Alcoholic fermentation وفيه يتحول البيروفات الي استيلالدهيد و ينفرد  $CO_2$  بتأثير انزيم Carboxylase ثم يختزل الاستيلالدهيد الي كحول إيثانول في وجود انزيم Alcohol dehydrogenase



ولا ينتج عن ذلك طاقة اي لا تتكون مركبات ATP و بذلك بعملية التنفس اللاهوائي بداية من تقطيت السكر حتي تكون حمض اللاكتيك و كحول الايثانول لا ينتج عنها سوي جزيئان من ATP و هي الناتجان اثناء عملية الجلوكزة و يتم التنفس اللاهوائي في عدم وجود الاكسجين كما سبق الاشارة وعادة في الكائنات الدقيقة التي يطلق عليها Anaerobes .

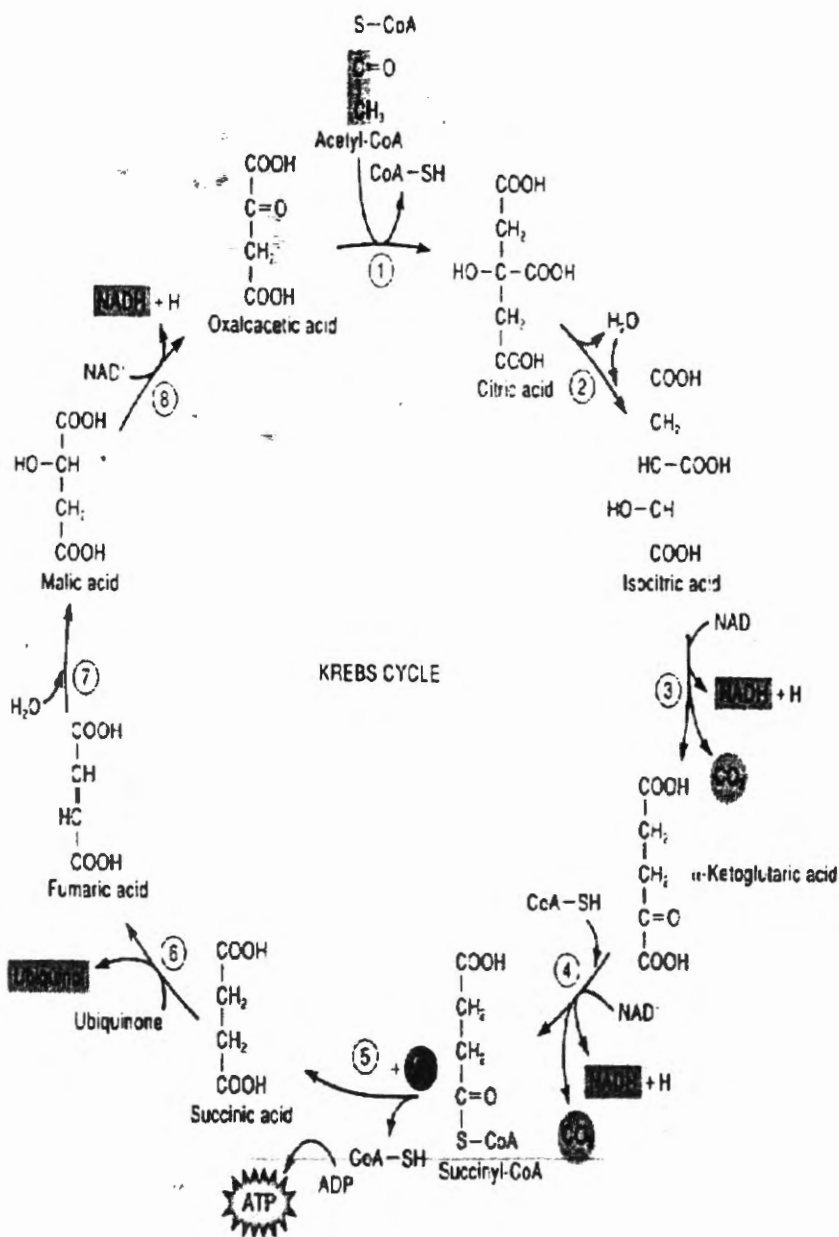
### ب- الخطوة الثانية في التنفس الهوائي :

يتم ذلك عن طريق سلسلة من التفاعلات تبدأ أولا بتكوين acetyl~ coenzyme A وهي عملية معقدة . وتحتاج الي خمس مساعدات ضرورية ( TPP ) Thiaminepyrophosphate ، المغنسيوم ، NAD ، Coenzyme A ، وأخيرا Lipoic acid وقد اقترح Gunsalus أربع خطوات لتكوين Acetyl~Co A ومن التفاعل نجد تكوين Acetyl~ CoA وثاني اكسيد الكربون أول مجموعة تخرج من حمض البيروفيك وفي اثناء هذا التحول السابق الاشارة اليه يتم نقل الكترونات لل NAD لتكوين NADH واثناء نقل هذان الكترونات ينتج عن ذلك ثلاث جزيئات ATP و يمكن تلخيص التفاعل كالاتي :



### دورة كريس Krebs cycle

يعتبر Acetyl~ CoA حلقة الوصل بين عملية الجلوكزة ودورة كريس (أو دورة المسترات أو دورة الأحماض ثلاثية الكربون) أول تفاعل في تلك الدورة هو تكتيف Acetyl~ COA مع حمض الاوكسالوخليك لتكوين حمض الستريك . لاعادة تكوين حمض الاوكسالوخليك مرة اخري تتم سلسلة من التفاعلات يتم خلالها اربع خطوات أكسدة وثلاث جزيئات ماء وجزيئين من ثاني أكسيد الكربون وبذلك يكون تقطيت كل ذرات الكربون التي كونت حمض البيروفيك وثمان ذرات ايدروجين كما بالرسم التالي

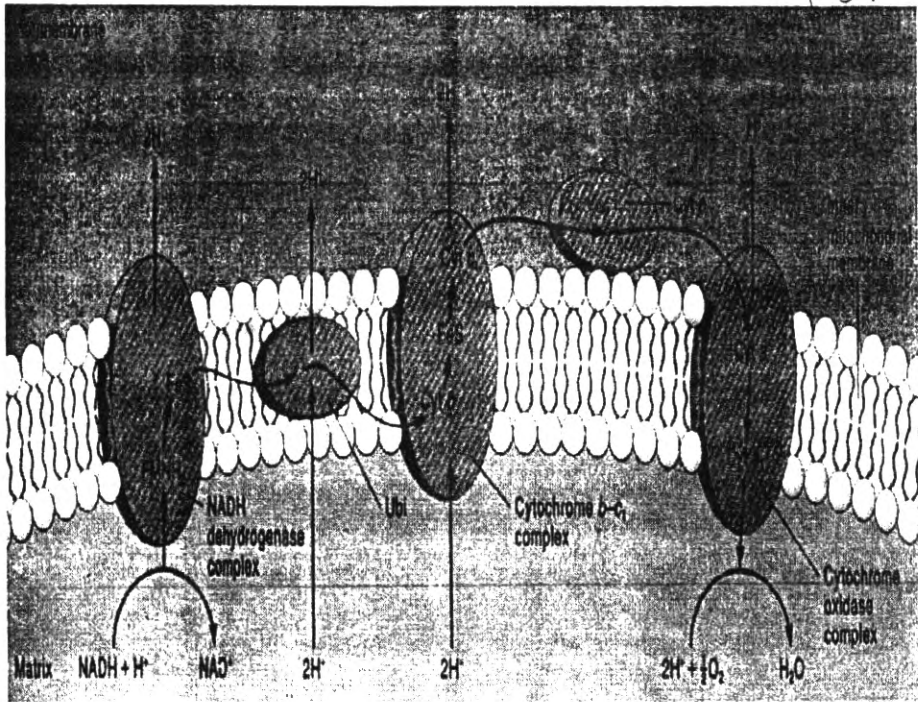




في خلال هذه الدورة يتم تكوين حمض الالفأ كيتوجلوتاريك Ketoglutaric acid & ويعتبر هذا الحمض هو مفتاح عمليات التمثيل داخل النبات. فهو يلعب دوراً هاماً في تمثيل كلا من الكربوهيدرات والدهون و كذلك الأحماض الامينية .

نظام نقل الالكترون (الأكسدة الختامية) :

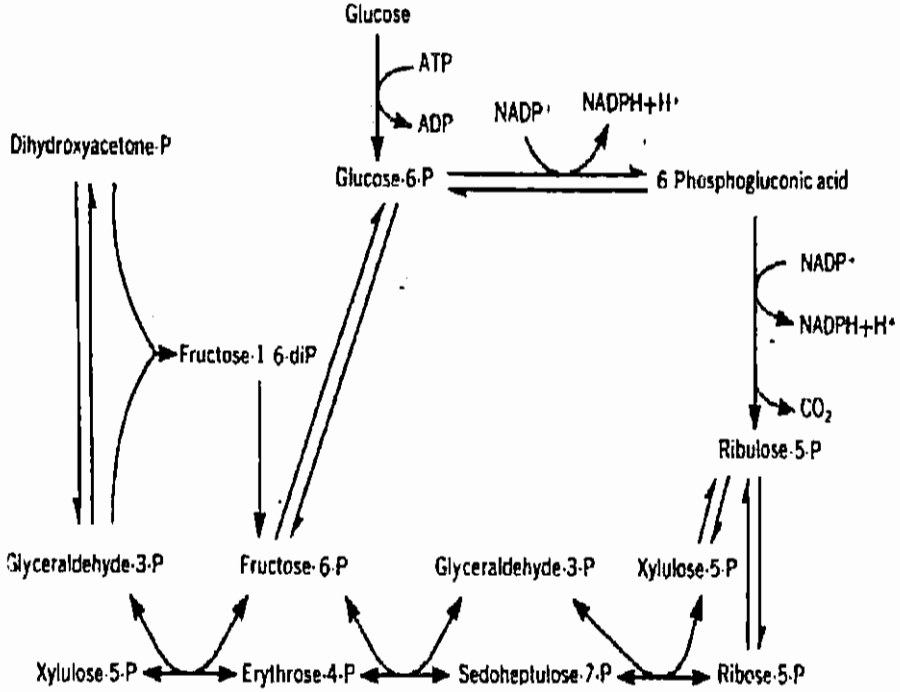
مما تقدم نجد في دورة الأحماض الثلاثية أنه تم اختزال كلا من المرافقين الانزيمي NAD ، FAD وحملوا بأيونات الايدروجين . لذلك وجب اعادة اكسدتهم وتسمى تلك الاكسدة بالاكسدة النهائية أو الطرفية Terminal oxidation وفيها يتم اتحاد الأيدروجين المحمل علي قرائن الانزيمات مع أوكسجين الهواء الجوي وبذلك ينتج الماء وهو الناتج الثاني من نواتج التنفس وتقوم عدة انزيمات باتمام هذه العملية كما بالرسم



يعبر أهم تلك الانزيمات (Cytochrome oxidase) Cytochrome a 3 والذي يعتبر الانزيم الطرفي أو النهائي والذي ينقل الالكترون الي الأوكسجين ليحولته الى أيون يتحد مع أيونات الأيدروجين ليكون الماء . وقد وجد أن أثناء هذه العملية يتم أكسدة المرافقات الانزيمية المختزلة ويصاحب هذه الأكسدة انفراد طاقة في صورتين احدهما منفردة في صورة حرارة والأخرى مرتبطة في صورة ATP حيث يتم انتاج ٣ جزيئات ATP من كل دورة ونظرا لوجود جزيئان من الجليسرالدهيد ناتجان من الجلوكوز في أول تفاعل فإن هذا يعني أن هناك مجموعات من ATP لكل جزيئ فتكون المحصلة ٣٤ جزيئ ATP فإذا أضفنا ٢ جزيئ ATP ناتجين من عملية الجلوكزة كما سبق الإشارة اليهم فيكون المجموع ٣٦ جزيئ بقي ان نعلم انه عند تحول Succinyl COA الى Succinic acid ينتج عن هذا التفاعل مركب غني أيضا بالطاقة والمعروف باسم GTP والذي ينقل ما يحمله من طاقة الي مركب ADP ليكون ATP واحدة وبذلك ينتج جزيئان من ATP من هذا التفاعل الأخير فيكون الناتج ٣٨ جزيئ ATP من الأكسدة الكاملة لجزيئ السكر .

#### التأكسد المباشر :

لوحظ أن بعض الأنسجة النباتية يتم بها التنفس رغم استعمال المعيقات أو المثبطات الخاصة بعملية الجلوكزة مثل خلات الايودين والفلورين وباستعمال المواد المشعة تم التأكد من وجود دورة أخرى لأكسدة الجلوكوز تختلف عن دورة الجلوكزة اطلق عليها دورة فوسفات البننوز أو دورة الهكسوزات احادية الفسفرة وقد تم توضيحها العالمان Horecher & Rack وفيها يتأكسد سكر الجلوكوز -٦- فوسفات مباشرة دون عملية الجلوكزة اللاهوائية بنزع ذرات الأيدروجين ليتحول لحمض الجلوكونيك الذي يتأكسد بدورة وينفرد ثاني أكسيد الكربون لينتج سكر الريبولوز كما بالشكل .



ويلاحظ ان المرافق الانزيمي NADPH يتم أكسدته بواسطة الأوكسجين الجوي عن طريق الانزيمات الطرفية المعروفة بالسيتوكروم  $a_3$  وتتم هذه الدورة جنباً الى جنب مع الجلوكزة ولكن بنسب تختلف تبعاً لنوع وعمر النسيج حيث تزداد نسبة حدوث تلك الدورة عند تقدم النسيج في العمر وتعتبر هذه الدورة مصدراً مثالياً لانتاج الكربوهيدرات الثلاثية والرباعية والخماسية والسداسية والسباعية لاستغلالها في عمليات حيوية أخرى .

**العوامل التي تؤثر في معدل التنفس :**

١- درجة الحرارة :

تؤثر درجة الحرارة تأثيراً ملحوظاً في معدل التنفس ففي درجات الحرارة المنخفضة (صفر°م) يكون معدل التنفس ضئيلاً ثم يأخذ في الزيادة التدريجية بارتفاع درجة الحرارة ويصل الى نهايته القصوى بين درجتى ٣٠م ، ٤٠م°

وقد تبين أن تأثير درجة الحرارة على عملية التنفس يشبه تأثيرها على التفاعلات الكيميائية أي أن سرعة العملية تتضاعف لكل زيادة في درجة الحرارة قدرها ١٠ °م وقد وجد أن المعامل الحرارى وهو :

$$\frac{\text{سرعة التفاعل عند درجة حرارة } 10^{\circ} \text{ م}}{\text{سرعة التفاعل عند درجة حرارة } 20^{\circ} \text{ م}} = \text{لعملية التنفس يتراوح بين } 2, 3$$

إذا تجاوزت درجة الحرارة ٣٠ °م انخفض معدل التنفس وذلك لما لدرجات الحرارة العالية من تأثير ضار على الإنزيمات وعلى حيوية السيتوبلازم .

## ٢ - تركيز الأكسجين في الجو المحيط بالأنسجة :

أوضح Stich سنتش من دراساته على نباتات مختلفة أن المعامل التنفس لا يتأثر بخفض تركيز الأكسجين في الجو فيما بين ٩% و ١٠% أما إذا انخفضت نسبة الأكسجين إلى ٥% أو أقل فإن معامل التنفس للنباتات يرتفع ارتفاعاً كبيراً عنه في الهواء العادى . وهذا يدل على أن النباتات الرأقية تنفس تنفساً لاهوائياً بجانب التنفس الهوائى عند خفض تركيز الأكسجين في الجو المحيط بها عن حد معين يختلف باختلاف نوع النبات وعلى ذلك فإن ثلثى أكسيد الكربون المنطلق من هذه الأنسجة يكون مختلط المصدر في هذه التركيزات المنخفضة من الأكسجين فتكون بعضه ناتجاً عن التنفس الهوائى وبعضه الآخر ناتجاً عن التنفس اللاهوائى .

وعلى العموم يوضح الشكل أن سرعة التنفس تقل كلما قل تركيز الأكسجين عن ٢٠% ويكون هذا النقص حاداً عندما تصل نسبة الأكسجين إلى أقل من ٥% في الجو المحيط بالنبات .

### ٣ - تركيز ثاني أكسيد الكربون :

تتخفص سرعة التنفس في النبات بزيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو المحيط به كلما تؤدي هذه الزيادة الى نقص قيمة معامل التنفس حيث يتأثر خروج ثاني أكسيد الكربون بدرجة أكبر من الأكسجين الممتص . وقد استخلصت النتائج التي حصل عليها الباحثون من دراسة تأثير 'الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الجو استغلالاً اقتصادياً في حفظ الفواكه والخضروات فقد ثبت أن حفظ ثمار التفاح في جو يحتوي على ٥% ك<sub>٢</sub> ، ٣% أكسجين . ٠.٩٢ نتروجين عند درجة حرارة ٤-٥ °م يؤدي الى انخفاض معدل التنفس وغيره من التحولات لدرجة أن الثمار تحتفظ بخصائصها مدة طويلة تصل الى ٨ أشهر .

### ٤ - تركيز مادة التنفس :

تتأثر سرعة التنفس الى حد كبير بتركيز المادة الذائبة المستعملة في التنفس فقد لاحظ كثير من الباحثين أن تنفس الأنسجة النباتية يزداد عند عمرها في محاليل السكريات المختلفة وخاصة السكروز والجلوكوز والفركتوز والمالتوز . ويزداد كذلك تنفس الأوراق الخضراء في الظلام عقب تعرضها للضوء مدة كافية وذلك لزيادة محتواها السكري نتيجة قيامها بعملية البناء الضوئي .

### ٥ - المحتوى المائي للأنسجة :

يتضح تأثير الماء في التنفس من التجارب التي أجريت على البذور المختلفة وجد أنه في حدود معينة يؤثر المحتوى المائي تأثيراً كبيراً في معدل التنفس ، فزيادة المحتوى المائي من ١٢% الى ١٦% يؤثر تأثيراً ضئيلاً على معدل التنفس ولكن زيادة المحتوى من ١٦% - أدى الى ارتفاع كبير في معدل التنفس .

عندما يكون المحتوى المائى قليلا فان معظم الماء يكون فى صورة مرتبطة لاتلائم عمليات التحليل المائى للمواد العضوية المدخرة الى مواد بسيطة تستعمل فى التنفس .

وبزيادة نسبة الماء تصلح كمية منه كوسط للتفاعلات التحليلية وغيرها مما يؤدى الى زيادة التنفس .

أما الأنسجة التى تحتوى على نسبة عالية من الماء مثل الأوراق والثمار والدرنات فإن معدل تنفسها لا يكاد يتأثر بالتغيرات العادية فى محتواها المائى وذلك لأن قدرا كبيرا من الماء يكون فى حالة حرة .

#### ٦ - الضوء :

بينت نتائج دراسات كثير من الباحثين أن الضوء لا يؤثر تأثيرا مباشرا على تنفس الفطريات والنباتات الشاحبة والأنسجة الخالية من الكلوروفيل أما فى الأنسجة الخضراء فيكون تأثير الضوء فى التنفس غير مباشر إذ أن الزيادة فيه تعزى الى مايتكون من مادة التنفس فى أثناء البناء الضوئى .

وللضوء تأثيرا غير مباشر على التنفس ذلك لأنه يؤثر على اتساع فتحات الثغور التى يحدث خلالها تبادل الغازات كما أنه يرفع درجة حرارة الأنسجة وينتج عن هذه التأثيرات رفع سرعة التنفس .

#### ٧ - تأثير اضافة بعض المواد الكيميائية :

تؤثر بعض المواد تأثيرا كبيرا فى التنفس إذا أضيفت الى الوسط الذى توجد فيه الخلايا وقد تبين أن تأثير هذه المواد مختلف باختلاف المادة المضافة وتركيزها ونوع النسيج المستعمل وكذلك فترة التعرض لهذه المادة .

ونظرا لأشمال عملية التنفس على تفاعلات انزيمية متعددة فإن المواد المثبطة لنشاط انزيمات التنفس تؤدي الى انخفاض معدل التنفس اذا استعملت بتركيزات عالية أما التركيزات المنخفضة فإنها تحدث ارتفاعا مفاجئا في سرعة التنفس لا يلبث أن يهبط مع مضي الوقت . ومن أمثلة هذه المواد المثبطة حامض الأيدروسانيك HCN والأزاید Azide وأول اكسيد الكربون والفلوريدات وأيودو الخللات وكل منها يؤثر في تفاعل انزيمي أو أكثر .

#### ٨ - تأثير الجروح والمؤثرات الميكانيكية :

ظهر أن احداث الجروح في الأنسجة النباتية يزيد معدل تنفسها زيادة مؤقتة فاذا نطعت درنة بطاطس مثلا الى نصفين فإن معدل تنفس هذين النصفين يصبح أعلى بكثير من معدل تنفس الدرنة السليمة وتصل الزيادة في التنفس غالبا الى نهايتها القصوى خلال يومين من القطع . وهذه الزيادة تعزى الى انطلاق ثاني أكسيد الكربون المتجمع في المسافات البينية والى ازدياد تنفس الخلايا عند تعرضها للجو نتيجة لازدياد محتواها السكري .

وقد لوحظ أن مجرد حك أوراق بعض النباتات أو ثنيها ينشط تنفسها فيرتفع ارتفاعا كبيرا ثم تثبت السرعة لعدة ساعات تعود بعدها الى الهبوط تدريجيا حتى تصل الى السرعة الأصلية .

#### ٩ - العناصر الغذائية :

لوحظ من التفاعلات السابق ذكرها بالنسبة للتنفس اللاهوائي والهوائي أن أغلب الإنزيمات المتحكمه في هذه التفاعلات يلزم لها مساعدات انزيمية من بعض العناصر المعدنية مثل Fe ، Cl ، Mg ، Mn وغيرها . فالمغنسيوم يلزم لتفاعلات الفسفرة وتفاعل نزع ك<sup>٢</sup> في حيث البوتاسيوم يعمل كمساعد انزيمي في تفاعل انتاج حمض البيروفيك في حين ان الحديد يقوم بنفس العمل في تفاعل تحول حمض الستريك الي

الايروستريك في التنفس الهوائي بل ويقوم المنجنيز كعامل مساعد للانزيم المتحكم في انتاج حمض الاوكسال سكسينيك .

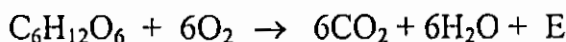
وهناك أنواع أخرى من البكتريا تقوم بعمليات أكسدة من نوع خاص تؤدي وظيفة تنفسية إذ تنطلق في أثناءها الطاقة ، وتشمل هذه العمليات على أكسدة مواد غير عضوية . ومن أمثلة هذه البكتريا بكتريا النيترة (النيتروسوموناس والنيتروباكتريا) التي تؤكسد النشادر الى النيتريت ثم النترات ، وبكتريا الكبريت التي تؤكسد كبريتيد الأيدروجين الى الكبريت مع الكبريتات ، وبكتريا الحديد التي تؤكسد الحديدوز (ح<sup>++</sup>) الى الحديدك (ح<sup>+++</sup>) ثم بكتريا الأيدروجين التي تؤكسد الأيدروجين الى ماء والطاقة المنطلقة من هذه التفاعلات تستغلها الخلايا البكتيرية في بناء المواد الكربوهيدراتية من ثنائي أكسيد الكربون والماء وهي العملية التي يطلق عليها اسم البناء الكيميائي .

**النسبة التنفسية (معامل التنفس) Respiratory Quotient :** هي نسبة حجم ثاني أكسيد الكربون المتصاعد الى حجم الأكسجين الممتص في أثناء التنفس :

حجم ثاني كسيد الكربون المتصاعد

حجم الأوكسجين المتصاعد

وتتوقف هذه النسبة على عدة عوامل منها نوع مادة الاستهلاك فإذا كانت مادة التنفس مادة كربوهيدراية وكانت الأكسدة تامة فإن معامل التنفس يساوى الوحدة .



$$\frac{6}{6} = 1 = \text{أى أن المعامل}$$

أما إذا استخدمت في التنفس مادة دهنية فانها تتطلب قدرا كبيرا من الأكسجين لكي يتم تأكسدها الى ثاني اكسيد الكربون والماء وذلك لأن نسبة الاكسجين في أقل من نسبته في جزئ المادة السكرية فمثلا





وفى هذه الحالة لا يصحبه الأكسجين الممتص خروج أية قدر من ثانى أكسيد الكربون وبذلك تنخفض قيمة معامل التنفس بدرجة كبيرة فقد بلغت قيمة المعامل فى إحدى التجارب التى أجريت على نبات النين الشوكى ٠.٣.

وبالإضافة الى العوامل الداخلية تؤثر بعض العوامل الخارجية كذلك فى قيمة معامل التنفس . فارتفاع درجة الحرارة مثلاً فى حدود معينة يرفع من قيمة هذا المعامل بالقدر الذى يتأثر به سرعة عمليات التأكسد . وفى حالة النباتات العصرية التى سبق ذكرها يساعد ارتفاع درجة الحرارة على تأكسد الأحماض العضوية التى تراكمت فى درجات الحرارة المنخفضة ، ومن ثم يزيد معامل التنفس . كذلك يؤدى انخفاض تركيز الأكسجين فى الجو المحيط بالنبات عن نسبة معينة - تختلف باختلاف النبات المستعمل - الى ارتفاع معامل التنفس وذلك لاحتتمال خروج كمية من ثانى أكسيد الكربون من عمليات لاهوائية لا تتطلب امتصاص الأكسجين ولزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الجو المحيط بالنبات تأثير ملحوظ فى خفض معدل التنفس ولما كان النقص فى ثانى أكسيد الكربون المتصاعد أكبر منه بالنسبة للأكسجين الممتص فإن معامل التنفس ينخفض هو الآخر .

#### طرق تقدير معدل التنفس :

يستخدم فى قياس معدل التنفس عدة طرق أساسها تقدير الأكسجين الممتص أو ثانى أكسيد الكربون المتصاعد أو كليهما معا والأخيرة المستخدمة لذلك كثيرة مثل طريقة التيار الهوائى المستمر ، مقياس جانونج للتنفس Ganong's Respirometer والطرق المانومترية .

ويجب عندما يراد قياس سرعة التنفس لنبات أخضر أن يحجب عنه الضوء حتى لا يتعرض التبادل الغازى لتعقيدات مصدرها حدوث البناء الضوئى جنباً الى جنب مع

التنفس إذ المعروف أن ما يتصل في العملية الأولى يتصاعد أثناء العملية الثانية والعكس بالعكس .

## مراجع مختارة :

- 1- Brand, M. D. (1994) : The stoichiometry of proton pumping and ATP synthesis in mitochondria . *Biochem.* 16(4):20-24 .
- 2- Bruhn, D., Mikkelsen, T. N. and Atkin, O. K. (2002) : Does the direct effect of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on leaf respiration vary with temperature ? Responses in two species of *Plantago* that differ in relative growth rate . *Physiol. Plant.* 114: 57-64 .
- 3- Budde, R. J. A. and Randall, D. D. (1990) : Pca leaf mitochondrial pyruvate dehydrogenase complex is inactivated in vivo in a light-dependent manner . *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87:673-676 .
- 4- Dennis, D. T. and Blakely, S. D. (2000) : Carbohydrate metabolism . In *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, B. Buchanan, W. Gruissem, and R. Jones, eds., American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp. 630-674 .
- 5- Dennis, D. T.; Huang, Y. and Negr, F. B. (1997) : Glycolysis, the pentose phosphate pathway and anaerobic respiration . In *Plant Metabolism*, 2nd ed., D. T. Dennis, D. H. Turpin, D. D. Lefebvre, and D. B. Layvell, eds., Longman. Singapore, pp. 105-123 .
- 6- Drake, B. G.; Azcon-Bieto, J.; Berry, J.; Bunce, J.; Dijkstra, P.; Farrar, J.; Gifford, R. M.; Gonzalez-Meler, M. A.; Koch, G.; Lambers, H.; Siedow, J. and Wulschleger, S. (1999) : Does elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants? . *Plant Cell Environ.* 22: 649-657 .
- 7- Givan, C. V. (1999) : Evolving concepts in plant glycolysis . Two centuries of progress . *Biol. Rev.* 74:227-309 .
- 8- Griffin, K. L.; Anderson, O. R.; Gastrich, M. D.; Lewis, J. D.; Lin, G.; Schuster, W.; Seemann, J. R.; Tissue, D. T.; Turnbull,

- M. H. and Whitehead, D. (2001) : Plant growth in elevated CO<sub>2</sub> alters mitochondrial number and chloroplast fine structure . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:2473-2478 .
- 9- Hoefnagel, M. H. N., Atkin, O. K. and Wiskich, J. T. (1998) : Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark . Biochem. Biophys. Acta. 1366: 235-255 .
- 10- Jahnke, S. (2001) : Atmospheric CO<sub>2</sub> concentration does not directly affect leaf respiration in bean or poplar . Plant Cell Environ. 24: 1139-1151 .
- 11- Kruger, N. J. (1997) : Carbohydrate synthesis and degradation . In Plant Metabolism, 2nd ed., D. T. Dennis, D. H. Turpin, D. D. Lefebvre, and D. B. Layzell, eds., Longman, Singapore, pp. 83-104 .
- 12- Leon, P., Arroyo, A. and Mackenzie, S. (1998) : Nuclear control of plastid and mitochondrial development in higher plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49:453-480 .
- 13- Marienfeld, J., Unseld, M. and Brennicke, A., (1999) : The mitochondrial genome of Arabidopsis is composed of both native and immigrant information . Trends Plant Sci. 4:495-502 .
- 14- McCabe, T. C.; Daley, D. and Whelan, J. (2000) : Regulatory, developmental and tissue aspects of mitochondrial biogenesis in plants . Plant Biol. 2:121-135 .
- 15- Møller, I. M. (2001) : Plant mitochondrial and oxidative stress . Electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 561-591 .
- 16- Møller, I. M. and Rasmusson, A. G. (1998) : The role of NADP in the mitochondrial matrix . Trends Plant Sci. 3:21-27

- 17- Nicholls, D. G. and Ferguson, S. J. (2002) : Bioenergetics 3, 3rd ed. Academic Press, San Diego, CA.
- 18- Noctor, G. and Foyer, C. H. (1998) : A re-evolution of the ATP-NADPH budget during  $C_3$  photosynthesis : A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity . J. Exp. Bot. 49:1895-1908 .
- 19- Sachs, M. M., Subbaiah, C.C. and Saab, I. N. (1996) : Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize . J. Exp. Bot. 47:1-15 .
- 20- Schroeder, J. I.; Allen, G. J.; Hugouvieux, V.; Kwak, J. M. and Waner, D. (2001) : Guard cell signal transduction . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 627-658.
- 21- Vanlerberghe, G. C. and McIntosh, L. (1997) : Alternative oxidase : From gene to function . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48:703-734 .
- 22- Vedel, F., Lalanne, É., Sabar, M., Chétrit, P. and De Paepe, R. (1999) : The mitochondrial respiratory chain and ATP synthase complexes : Composition, structure, and mutational studies . Plant Physiol. Biochem. 37:629-643 .

الفصل التاسع

النمو

*Growth*





## مقدمة :

الحمد لله الذى علم الانسان مالم يعلم ، والذى قال فى محكم التنزيل " مثل الذين ينفقون أموالهم فى سبيل الله كمثل حبة أنبتت سبع سنابل فى كل سنبلة مائة حبة والله يضاعف لمن يشاء والله واسع عليم " . إن هذا التشبيه الرائع بالحبة التى لها المقدرة فى تكون سبعمائة حبة لهو الدليل الواضح لامكانية النبات على النمو بصورة قصوى مما يؤدى الى زيادة تكوين الاثمار والبذور التى تعتبر الأساس المادى لغذاء الانسان ، فى هذا العصر الذى شعرت فيه مختلف أمم الأرض الى زيادة الانتاج الزراعى وتوفير المأكول لملايين البشر .

إن من أكثر الأشياء الواضحة التى تؤيدها النباتات هو قيامها بالنمو . وتعتبر هذه عملية طبيعية ذات أساس مادى لوجودنا . وأن هذه التغيرات العظيمة ربما تحدث دون الالتفات اليها ، الا أنه حينما تنتهى البذرة الى نبات ناضج ، فإن حجمها وشكلها يتغيران بصورة واضحة حيث تظهر الجذور والسيقان والأوراق ، وخلال النضوج تتكون وتنمو الأعضاء المسؤولة عن التكاثر كالأزهار والثمار والبذور .

وهذه التغيرات الشكلية الواضحة التى ترافق النمو فى الحجم تدعى التكوين Development وبما أن النباتات تتكون من خلايا ، فيمكننا أن نستدل على وجود تغيرات فى عدد وأنواع هذه الخلايا التى تؤدى الى النسيج التامى . وهذا التغير فى الطراز الخلوى يدعى التميز Differentiation ، فالنمو لا يتكون كيفما اتفق بل بصورة منظمة : فمثلاً ، يكون يكون شكل الأوراق الناضجة بصورة اعتيادية ثانياً بالنسبة لنباتات معينة وكذلك تكون الثمار على الجذوع وليس على الجذور . وهذا التنظيم الطبيعى للنمو يتضمن عمل المنظمات Controls .

## أولاً - النمو :

## تعريف النمو :

النمو في أى نبات هو محصلة مجموعة من العمليات الحيوية التى تشمل الانقسام الخلوى والزيادة فى حجم الخلايا الجديدة الناتجة من الانقسام وتتميز هذه الخلايا الى أنواع مختلفة من الأنسجة . ومراحل النمو هذه تكون مصحوبة :

١- بالتغير المستمر فى الحجم ٢- بالزيادة فى الوزن الجاف للمناطق النامية.

تختص الخلايا المرستيمية عادة بالنمو فى النبات وتوجد هذه الخلايا المرستيمية الأولية فى أقصى قمم الجذور والسيقان بينما توجد الخلايا المرستيمية الثانوية فى المناطق المتقدمة العمر مثل الكامبيوم والذى يعطى أنسجة توصيلية إضافية وطبقات خارجية لحماية النبات وهذه الطبقات تتكون عادة من الفلين . أما عن متعلقات النمو فى النبات فهى عبارة عن التأثير الناتج من تأثير نشاط أى خلية مرستيمية بنشاط خلية مرستيمية خاصة الخلايا المجاورة ومثال ذلك السيادة القمية المتمثلة فى التأثير المثبط للمرستيم القمى الموجود فى البرعم الطرفى على الخلايا المرستيمية النشطة فى البراعم الجانبية .

## منحنى النمو فى النبات :

عندما تتوافر الظروف الملائمة للنمو تحدث زيادة مطردة ومميزة للنمو فى مناطق النمو المختلفة فى النبات ويمكننا تقسيم مراحل النمو هذه الى أربع مراحل رئيسية تتمثل فى :-

١- المرحلة التمهيديّة Lag phase : وتتميز هذه المرحلة بالنمو البطئ فى الخلايا .

٢- مرحلة النمو السريع Log phase : وتتميز هذه المرحلة بالزيادة المطردة في نمو النبات .

٣- مرحلة النقص في النمو Decreasing growth rate : وتتميز بالنقص في معدل النمو إذا ما قورنت بالمرحلة السابقة .

٤- مرحلة الثبات في النمو : وتتميز بثبات عملية النمو في النبات (بمعنى أن عدد الخلايا المفقودة يساوى عدد الخلايا الجديدة) .

ويسمى الوقت الذى تستغرقه جميع هذه المراحل بالوقت الاجمالى أو الكلى للنمو Grand period of growth ولو رسمت العلاقة بين معدل النمو والزمن ينتج منحنى على شكل حرف S ويسمى منحنى السيجميدى Sigmoid curve of growth

## مراجع مختارة :

- 1- Assad, F.; Mayer, U.; Warner, G. and Jürgens, G. (1996) : The KEULE gene is nvolved in cytokinesis in *Arabidopsis* . Mol. Gen. Genet. 253:267-277 .
- 2- Bowman, J. L. and Eshed, Y. (2000) : Formation and maintenance of the shoot apical meristem . Trends Plant Sci. 5:110-115 .
- 3- Brand, U.; Fletcher, J. C.; Hcbo, M.; Meyerowitz, E. M. and Simon, R. (2000) : Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by CLV3 activity . Science .289:617-619.
- 4- Chen, J.-G.; Ulah, H.; Young, J. C.; Sussman, M. R. and Jones, A. M. (2001) : ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis . Genes Dev. 15:902-911.
- 5- Christensen, D. and Weigel, D. (1998) : Plant development : The making of a leaf Curr. Biol. 8:643-645.
- 6- Clark, S. E.(2001) : Cell signaling at the shoot meristem . Nature Rev. Mol. Cell Biol.
- 7- Delvin, P. F. and Kay, S. A. (2000) : Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity. Plant Cell . 12:2499-2509 .
- 8- Gisel, A., Hempel, F. D., Barella, S. and Zambryski, P. (2002) : Leaf-to-shoot movement of symplastic tracer is restricted coincident with flowering *Arabidopsis* . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99:1713-1717 .
- 9- Guo, H.; Yang, H.; Mockler, T. C. and Lin, C. (1998) : Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors . Science . 279:1360-1363 .

- 10- Hamilton, A. J., and Baulcombe, D. C. (1999) : A species of small anti-sense RNA in posttranscriptional gene silencing in plants . Science . 289:950-952.
- 11- McDaniel, C. N.; Hartnett, L. K. and Sangrey, K. A. (1996) : Regulation of node number in day-neutral *Nicotiana tabacum* : A factor in plant size . Plant J. 9:56-61.
- 12- Reid, J. B.; Murfet, I. C.; Singer, S. R.; Weller, J. L. and Taylor, S. A. (1996) : Physiological genetics of flowering in *Pisum* . Sem. Cell Div. Biol. 7:455-463 .
- 13- Simon, R.; Igono, M. I. and Coupland, G. (1996) : Activation of floral meristem identity genes in *Arabidopsis* . Nature . 384:55-62 .
- 14- Yanovsky, M. J. and Kay, S. A. (2001) : Signaling networks in the plant circadian rhythm . Curr. Opinion in Plant Biol. 4:429-435.
- 15- Yanovsky, M. J.; Mazzella, M. A.; Whitelam, G. C. and Casal, J. J. (2001) : Resetting the circadian clock by phytochromes and cryptochromes in *Arabidopsis* . J. Biol. Rhythms 16:523-530 .



أولاً: التحكم أو تنظيم النمو والتكشاف

**The Control or Regulation of Growth  
and Differentiation  
(Plant Phenology)**





## مقدمة :

قبل أن ننوّه على موضوع التحكم أو تنظيم عملية النمو والتكشف في النبات يحب أن ننوّه إلى الآتي :

**Differentiation** : هو التشكل أو التميز وهو عبارة عن التغيرات التي تؤدي في النهاية لتكوين تركيبات مختلفة أو متميزة ولا يعتبر هذا نمواً ولكن ملازم له. كما في تشكل الخلايا المرستيمية حيث تنمو زوائد صغيرة من المرستيم المحور في ترتيب سراري منتظم وهذه الزوائد هي التي يتكون فيها أجزاء الزهرة بطريقة تشبه تكوين الأوراق وبذلك يقال أن البرعم تكون وان الـ Differentiation قد حدث .

**Development** : هو التكشف أو محصلة التأثير الكلي الناتج عن التميز والنمو في تسلسل محدد أو هو التغير في الشكل والتخصص والانتقال من مرحلة إلى أخرى .

**of development Canalization** : هو دخول خليتين أو مجموعة من الخلايا في قنوات التطور والتكشف غير رجعية وفيها يكون أمام الخلايا المنقسمة عدة مسالك Alternative pathways للتطور تنتج من الانقسام الغير متساوي للسييتوبلازم . فانزيجوت تتكشف خلاياه أما إلى ساق أو جذر أما الساق فتتكشف خلاياه إلى أعضاء مختلفة ساق أو أوراق وبراعم و أزهار ، وبداخل كل عضو يحدث تخليق لأنسجة مختلفة وبداخل كل نسيج يحدث تخليق لخلايا .

**Determination in plant** : هو تحديد شكل العضو وهي مرحلة تالية للتمييز فعندما يصل العضو مثل primordium leaf إلى مرحلة متقدمة لا يمكن أن يرجع ليكون نسيج آخر يقال أنه حدث له تحديد Determined .

**Induction** : وهو الحث حيث أن كثير من العمليات الفسيولوجية تبدأ بمرحلة حث مثل الحث الزهري Induction flower وهي تسبق التخليق أو التميز الزهري وهو

تميز فسيولوجي غير مرئي يتعلق بالظروف الأيضية لدخل المرستيم تلى تلك المرحلة .

**Initiation :** وهو أول تغير ميكروسكوبي يحدث عند تحول المرستيم الخضري الى مرستيم زهرى وهو تغير يشمل شكل المرستيم إذ يبدو كما لو كان قد تعطل في الجزء المركزي حتى يصبح مفلطحاً عند قمة بدلا من شكله المخروطي .

### التكشف على مستوى الخلية والنسيج والنبات :

يحدث الكشف ابتداء من الزيجوت حيث ينمو قطبيا متأثرا بالعوامل البيئية مثل الضوء كماً وكثافة ، كمية الأوكسجين المتاحة لكل خلية أو نسيج ، كمية الماء المتاحة، ضغط الخلايا المجاورة ، كمية لغذاء العضوي والمعدني المتاح بالخلية نتيجة توزيع السيترولازم الغير متساوي ، الجانبية الأرضية ، درجة pH الخلية ، اختلاف الجهد الكهربى غير الخلايا المختلفة واخيراً كمية ونوع الهرمونات المتمركزة بالخلايا نتيجة توزيع السيترولازم الغير متساوي . فتتقسم خلايا الزيجوت الى عدد كبير لتكوين الجنين كل خلية من الخلايا المتكاثرة تحتوى على نفس التركيب الوراثي لخلية الزيجوت الأم ولكن بالرغم من ذلك فالخلايا الناتجة تتميز الى أنسجة (جذور وسيقان) .

أما الكشف على مستوى الأنسجة والنبات فيظهر جلياً فى النباتات الخشبية حتى تتميز الى طورين هي Adult , Juvenile تمتاز الأولى بعدم مقدرة النباتات على الإزهار ولكن ليس الإزهار هو الفرق الوحيد بين الطورين فحسب بل هناك فروق أخرى تؤثر فى الحد من الصفات الخضرية وكذلك فروق تشريحية بين قمم الفروع فى كلا من الطورين حيث يتميز طور البلوغ بوجود مساحة مرستيمية أصغر من تلك الموجودة فى طور البادرة .

مما تقدم يظهر السؤال القائل ما هي العوامل التي تؤدي الى الكشف وظهور الظواهر الفسيولوجية المختلفة ولماذا تتكشف خلية معينة لتصبح خلية وعاء خشب وأخرى لتصبح خلية مرافقة بالرغم من أن الخليتين لهما نفس التركيب الوراثي ولماذا

تكشف مجموعة من الخلايا المرستيمية لتعطي فرع خضري وأخرى لتعطي زهرة .  
 Morphogenesis هو ما يعرف ويبدو أن هناك عوامل كثيرة تتضافر تؤدي الي  
 لتحديد والتكشف .

### لتكشف البيوكيميائي :

هناك مظاهر كثيرة تختص بالتكشف البيوكيميائي مثل الاختلافات بين الأنسجة  
 في قدرتها على إنتاج الأنزيمات والأحماض الأمينية والفيتامينات والقلويدات وتخزين  
 لمواد الغذائية هذه الاختلافات في مقدرة الخلايا على إنتاج أو عدم إنتاج تلك المواد  
 بعنى بالضرورة تنشيط جينات معينة أو قمعها وقد وجدت كثير من الأدلة على  
 ختلافات الخلايا في قدرتها على التمثيل الحيوي مثل امتصاص الجذور في تمثيل  
 بعض الأحماض الأمينية مثل حمض الجلوتاميك وحمض الأسبارتيك بينما الأوراق  
 تمثل أحماض الأرجنين وحمض الفالين والتريبتوفان كما أن القلويدات تمثل في الجذور  
 ولا تمثل في الأوراق وتنتقل من الجذور لتخزن في الأوراق كما في نبات ألا تروبا  
 كذلك بعض الهرمونات تتكون في الجذور مثل السيوكينين والجبرلين ثم تنتقل الى  
 لأوراق في حين ألاو كسين يمثل في القمم النامية للفروع والأوراق الحديثة كذلك نجد  
 عند زراعة قمم الجذر *In Vitro* نجدها تحتاج بالضرورة الى فيتامين الثيامين  
 والبيروكسين وحمض النيكوتين في بيئتها للحصول على نبات كامل هذا يعنى ان تلك  
 لفيتامينات لاتمثل في البذور بل تمثل في الأوراق والأفرع ثم تنتقل للجذور حتى  
 يمكنها النمو بدليل عدم قدرة الجذور المفصولة على النمو بدون أضافتها للبيئة الغذائية .

مما تقدم يعنى أن الأعضاء المختلفة تختلف في قدرتها على التمثيل الصوتي  
 الكيمائي وهذا دليل على أن بعض الجينات تكون في حالة نشاط Turning on  
 والبعض الآخر في حالة قمع Turning off وهذا يؤدي ألي ذلك الاختلاف وهو ما  
 يعرف بنظام Switching genes on and off .

## نوع التنظيم داخل الخلية : Type of regulation in plant

اتفق الفسيولوجيون منذ ١٩٠٣ على أن النمو والتكيف وبمعنى أشمل جميع المراحل الفسيولوجية للنبات ما هي الا نتج سلسلة من التفاعلات الحيوية والتي تتأثر بعدد من العوامل الداخلية والخارجية ويكون تنظيمها عن طريق تنظيم عمليات التمثيل الحيوي ويمكن تلخيص طرز التنظيم كما يلي :

### أ- التنظيم بتأثير العوامل الداخلية:

١- تنظيم نشاط الجين

٢- تنظيم نشاط الأنزيم

٣- التنظيم بواسطة الهرمونات الداخلية

### ب- التنظيم بتأثير العوامل الخارجية :

١- درجة الحرارة

٢- الضوء ونظام الفيتو كروم

### أولاً: التنظيم بتأثير العوامل الداخلية :

١- تنظيم نشاط الجين :

يشمل تنظيم نشاط الجين تنظيم كل من عمليتي النسخ وعملية الترجمة لأن تلك العمليتين متبعتان في تسلسل يؤدي في النهاية الى تكوين الببتيد انعديد والبروتين أو بمعنى آخر بروتين الإنزيم ففي سنة ١٩٦١ أعلن Monod & Jacob اقتراحهم حول تنظيم عملية النسخ والتي عرفت فيما بعد بنموذج Jacob & Monod وتبعاً لهذا الاقتراح فقد قسمت الجينات الى ثلاث أنواع وهي :

- ١- Regulator Genes وهي الجينات المنظمة لعمل عديد من الجينات الأخرى والتي يطلق عليها اسم الجينات العاملة .
- ٢- Operator Genes وهي الجينات العاملة التي تقوم بدور عامل التليفون وهي التي تتحكم في فتح وغلق عدد كبير من الجينات الأخرى التي يطلق عليها Structural Genes .
- ٣- Structural Genes وهي الجينات المسؤولة عن التركيب الخاص بالبروتينات أو بروتين الإنزيم ولقد افترض تنظيم نشاط الجين يكون عن طريق Regulator Genes والذي يتحكم في Genes Regulator الذي بدوره يقوم بفتح أو قفل عدد من Structural Genes المسؤولة عن إنتاج أنزيمات معينة تؤدي تفاعلات بيوكيميائية في سلسلة ينتج عنها في النهاية ظاهرة فسيولوجية معينة . ويتم ذلك بأن يقوم Regulator Gene بإفراز مثبط لعمل Operator Genes ويطلق على هذا المثبط اسم القامع أو الكابح وقد اقترح Gelbert 1967 أن عديد من هذه Repressor هي عبارة عن بروتينات تقوم بمنع الجين العامل وبالتالي لا تؤدي وظيفتها كما اقترح Monod & Jacob أن الكابح يمكن تثبيطة بمادة ذات وزن جزيء منخفض أطلق عليها Effector والتي تلغى قدرة الكابح على العمل وبالتالي يصبح Operator Genes حراً تاركا Structural Genes قادرة على العمل من خلال إصدارها الأوامر الخاصة بتكوين البروتين وهي m-RNA وبالتالي لإنتاج إنزيمات متخصصة لإتمام تفاعلات معينة وظهور ظاهرة فسيولوجية أو صفة أو تميز خلوي أو تكشف خلايا أو أنسجة معينة .

هناك عدة اقتراحات لطبيعة عمل Effector أول تلك الاقتراحات هي:

- ١- Induction Substrate : وفيها يفترض أن مادة التفاعل هي التي تقوم بدور Effector حيث أن القامع يتكون باستمرار إلى أن يتوافر تركيز

معين من مادة التفاعل فتقوم بالتأثير على القامع فتغير تركيبة الجزيئي وبذلك يصبح غير قادر على التأثير على (Operator gene) وبالتالي تتمكن Structural genes في إرسال m-RNA وتكوين الأنزيمات الخاصة بالعمل على مادة التفاعل Substrate وبذلك تكون مادة التفاعل هي المحفزة على إنتاج الأنزيمات بطريقة غير مباشرة.

ب- End product repression : في هذا الافتراض ن الكايح أو القامع الذي ينتيجة Regulator gene يكون غير نشط في بادئ الأمر وبالتالي لا يستطيع أن يقوم بعملية Inactive يسمح Operator الى Structural بالعمل في إفراز mRNA وإنتاج الأنزيمات التي تعمل على أداء تفاعلات معينة يكون من نواتجها مواد "End product" تعمل على تنشيط القامع لأداء عملة وإيقاف إنتاج الإنزيمات وإيقاف التفاعل بالتالي . ونواتج التفاعلات هذه تكون ذات أوزان جزيئية منخفضة فهي التي تقوم بدور Effector في هذه الحالة.

ج- Repression by Histones : هذه النظرية تفترض أن البروتين القاعدي المعروف بالهستون والذي يحتوي على نسبة كبيرة في تركيبه على الحمض الأميني الأرجنين والليسين " والموجود بالكروموسومات يعمل كمادة مثبطة لفصل المادة الوراثية إذا ما اتحد بها وبذلك ينظم فعلها من المراحل الجنينية وحتى الموت.

وهناك تجربة مثيرة تشير إلى أن الهستون هو المنظم لنشاط الجين وذلك من خلال استخدام نظام Cell free system وفي هذا النظام يتم عزل إحدى عضويات الخلية مثل الكلوروبلاست أو الريبوسومات أو الميتوكوندريا للمراد دراسة ما بها من التفاعلات ويضاف إليها الأنزيمات الضرورية ومعاونات الأنزيمات ومواد التفاعل لاختبار سير التفاعلات بها .

في هذه التجربة ولدراسة تحكم البروتين الهستوني في عملية النسخ والترجمة في النباتات البقولية والتي تقوم بتخزين Globulin في فلقاتها مثل البسلة تم استخدام نظام Cell free system وذلك بعزل كروماتين من البراعم الجانبية ومن الفلقات "الكروماتين يحتوي علي DNA الخاص بالمعلومات الوراثية الخاصة بإنتاج الجلوبولين بالإضافة إلى البروتين الهستوني" ويضاف إليه كل المكونات المطلوبة لتكوين mRNA وأنزيمات الخاصة بعملية تكوينه مثل أنزيم RNA polymerase وكذلك الريبوزومات المسنولة عن عملية الترجمة وتستخدم بكتريا *E. Coli* كمصدر لتلك المركبات كذلك يشمل Cell free system الأحماض الأمينية جميعها وعادة يضاف الليسين المعلم  $^{14}C$  leucine لأنه يدخل في تركيب البروتين القاعدي المعروف بالهستون لاختبار مكان وجوده ثم يحضن هذا النظام ويختبر بعد ذلك تكوين Globulin من عدمه.

وقد وجد أنه عند استخدام كروماتين من البراعم الجانبية لم ينتج عنها تكون Globulin. أما الكروماتين المعزول من الفلقات فقد أمكن بواسطة إنتاج Globulin من خلال نظام Cell free system وذلك لاحتواء الأول علي الهستون وخلو الثاني منه وعند فصل DNA عن البروتين الهستوني من كل من نوعي الكروماتين أمكن تخليق Globulin في نظام Cell free system.

ولقد وجد من الدراسات المتقدمة أن كمية الهستونات تتغير مع تغيير طور النبات وأثناء الانقسامات الميوزية للخلايا وأثناء تكوين حبوب اللقاح وتطور الأزهار فقد أختفي الهستون من تلك الأعضاء لذلك وجد الباحثون أن افتراض أن الهستون هو المنظم لنشاط الجين افتراض مقبول ولكن ما زلنا نحتاج الي كثير من الأدلة علي ذلك.

والسؤال الذي يطرح نفسه الآن هو كيف يعمل الهستون علي تنظيم نشاط الجين ؟ هناك احتمالين لذلك هناك عدة افتراضات :

أ- الافتراض الأول Possibility I: يتحد الهستون مع DNA فيؤدي ذلك إلى تقلص الكروموسوم ويطلق عليه حينئذ Heterochromatic يتم ذلك أثناء الانقسام وبذلك يتقدم نشاطه .

ب- الافتراض الثاني Possibility II يقوم الهستون بحجب RNA وبالتالي لا يتكون m RNA ويقوم هنا بدور Masked.

٢- تنظيم نشاط الأنزيم : A cavity regulation of enzyme

من المعروف أن الأنزيمات تساعد علي إتمام التفاعلات الكيميائية الحيوية بخفض طاقة التنشيط اللازمة لجزء المادة المتفاعلة لكي تتفاعل وذلك عن طريق اتحاده أو ملاسته لها فيتكون المركب الجديد ذو طاقه تنشيط اقل فيتم التفاعل ويلزم لتأثير الأنزيم وجود مواقع متقابلة من الأنزيم والمادة المتفاعلة Substrate لكي يتم التجمع السطحي للمادة المتفاعلة علي جزيئات الأنزيم ويطلق علي تلك المواقع في الأنزيم اسم المراكز النشطة وهي عبارة عن مجموعات قابله للتأين مثل مجموعات الكربوكسيل في الأحماض الأمينية ومجموعة Imidazole في الحمض الأميني الهستيون ومجموعة السلفهيدريل للسستين ومجموعة الأمين للنيسين أو طرف السلسلة الببتيدية .

ويتم تنشيط أو تثبيط التفاعلات الحيوية وبالتالي الظواهر الفسيولوجية بتنشيط أو تثبيط الأنزيم ويتم ذلك بعدة وسائل .

- التثبيط بالتنافس Competitive inhibition (Isosteric effete) :

هناك بعض المواد التي قد تتشابه مع Substrate تقوم بالادمصاص علي سطح الأنزيم وينتج عن تجمعها السطحي شغل المراكز النشطة للأنزيم وبالتالي منعة من أداء عمله ويطلق علي ذلك التثبيط اسم التثبيط بالتنافس أو Isosteric effect .



## - End product inhibition ( Allosteric effect ) -

افترض Bielka 1969 أن نواتج التفاعل قد تؤدي إلى تثبيط فعل الإنزيم وفي هذه الحالة يطلق عليها Allosteric و يجب عدم الخلط يكون نواتج التفاعل تعمل كمثبط للإنزيم أو كونها Effectation تعمل على تنشيط الكابح الذي يؤثر في Operator genes وعليه فتتراكم نواتج التفاعلات تعمل على تثبيط أو تقليل سرعة التفاعل الأنزيمي و يرجع ذلك إلى أن تراكم النواتج يعمل على إفساد التفاعل العكسي Reversibility of enzyme action أو أن تراكم نواتج التفاعل على المراكز الثمالة للإنزيم تقلل من قوة تنشيطه أو تثبيطه كما سبق الإشارة أو قد تسبب نواتج التفاعل تغيير درجة تركيز أيون الأيدروجين لوسط التفاعل و الذي يعمل على تغيير حالة التأين في المراكز النشطة للإنزيم أو يؤثر على قرائن الأنزيمات و بذلك يصبح الإنزيم غير مناسب للعمل فمثلاً ينتج عن تحلل الدهون الجليسرول و الأحماض الدهنية و تسبب الأخيرة انحراف درجة أيون الأيدروجين في وسط التفاعل للناحية الحمضية و كذلك نجد عند تحلل اليوريا إلى  $\text{CO}_2$  ،  $\text{NH}_3$  والتي تسبب انحراف درجة تركيز أيون الأيدروجين للناحية القلوية.

## ٣ - التنظيم بواسطة الهرمونات الداخلية : Regulation by phytohormones

أدت ملاحظة إضافة IAA ، Kinetin إلى الأنسجة إلى زيادة تمثيل RNA والبروتين كما أن إضافة GA يؤدي لإنتاج إنزيم ألفا أميليز في طبقة الألبيرون في بذور الشيلم إلى اقتراح أن تأثير الهرمونات ربما يكون عن طريق تنشيط الجين والأمثلة التي تؤكد ذلك كثيرة :

عند معاملة نسيج الكلس لنبات الدخان *In Vitro* بالأوكسين بمستوى عالي منخفض من الكينيتين ينتج من الكلس جذوراً وعندما يكون مستوى الأوكسين منخفض و الكينيتين عالي أدى ذلك إلى كشف نسيج الكلس إلى براعم خضرية .

تشجيع الأزهار في نباتات Long day plant و الارتباع باستخدام GA وهذا يعني أن الهرمونات تعمل على تغيير نشاط أو قمع الجينات .

هناك إشارة الى أن الهرمونات تشارك في تحديد الجنس في النباتات و يبدو أن نسبة الأوكسين و الجبرلين هو المحدد للجنس فيغلب تكوين الأعضاء الأنثوية في وجود مستوى عالي من الأوكسين و الأعضاء المذكرة في وجود مستوى عالي من الجبرلين .

عند تطويز فرع من نبات البطاطس فان البراعم الأبطية تنمو كورق أما إذا أضيف كلا من IAA ، GA معاً فان تغيرات في الشكل لظاهري للفرع قد تحدث فتتبدل الأوراق بحراشيف عديمة اللون وتستطيل السلاميات و تتجه الفروع الى الأرض بدلا من نموها الرأسي و عند إضافة الكينتين الى قمة الساق الغير طبيعية فان الساق يغير سريعا من شكله الظاهري و يصبح ساق قائم و ذو أوراق عادية من ذلك يتضح أن الشكل هنا يتغير نتيجة تداخل كل من الأوكسين و الجبرلين و السيوكينين .

عند معاملة عقل السوق الخشبية بل IAA فانه يشجع انقسام الكامبيوم و تكشف خلايا الخشب و إذا أضيف GA فانه يشجع انقسام الكامبيوم و تتكشف الى خلايا اللحاء و عند إضافة IAA + GA في وقت واحد فان انقسام الكامبيوم ينشط و يتكون الخشب واللحاء بصورة طبيعية . هذه الملاحظة توضح أن طبيعة الاستجابة تعتمد على نسيج الكامبيوم نفسه و الهرمونات هنا تساعد على الكشف أي أن وجود أو غياب الهرمونات يحدد إذا كان الكامبيوم سوف يتكشف أم لا ولكن قدرة الكامبيوم على تكوين خشب للداخل و لحاء للخارج فيعتمد على نسيج الكامبيوم نفسه و ليس للهرمونات دخل في ذلك .

وعليه فإذا سلمنا بأنه من الجائز بان الهرمونات تتحكم في Switch gene mechanism فليس المستحب القول أن العدد المعروف من الهرمونات هو الذي يتحكم في العدد الهائل من الجينات بالنبات Gene background .

وهناك عدة احتمالات لميكانيكية عمل الهرمون في تنشيط الجين . نجملها في الآتي:

أ - الفرض الأول يشير الى أن تنشيط أو تثبيط المادة الوراثية يتم بتحرر أو اتحاد الهرمون مع المادة الوراثية و يتم ذلك تحت تأثير توازن هرموني معين و أن التوازن الهرموني يقع تحت تأثير توازن بيني معين .

ب - تنشيط الهرمونات أو تثبط خطوة الترجمة بالتأثير على وظيفة m RNA .

ج - عن طريق تنشيط تمثيل tRNA .

د - التأثير على نظام Relay System و فيه يفترض أن الهرمون يؤثر على Development Major Pathways أي يؤثر في مرحلة رئيسية من مراحل التكشف ثم تعمل تلك المرحلة كمحرك للمرحلة التالية أي نظام Relay أو أن الهرمونات تقوم بدور الإشارات أو الذبذبات في نظام Relay System .

هـ - التأثير في عملية النسخ Transcription و تبعاً لهذا الفرض قسمت الهرمونات الى هرمونات إيجابية التأثير Positive مثل GA , IAA , K . وأخرى سالبة التأثير أو مثبطة Negative على العمليات المختلفة كما يلي:

ABA	IAA	Gibberellins	Cytokinius	
-	-	-	+	Fall of leaves and fruit
-	-	.	+	Dormancy of buds
+	+	.	-	Germination
+	+	+	-	Cell elongation
+	+	+	-	Cell division
.	+	+	-	Flower formation LDP
.	.	-	+	Flower formation SDP
-	-	-	+	Seves cence
+	+	+	-	Transcription

- = Inhibition , + = Stimulation , . = no effect

وقبل أن نفرض التفسيرات التي توضح كيفية تأثير الهرمونات في تنشيط الجين .  
يجب إلقاء الضوء عن حالات الجين المختلفة من حيث التنشيط والتثبيط وهي كالتالي :

أ- Active genes ( a ) و هو الجين النشط قبل تنشيطه و يظل كذلك بعد عملية  
التنشيط .

ب- Inactive gene ( ina ) و هو الجين الغير نشط قبل تنشيطه و غير نشط بعد  
التنشيط .

ج - ( Potentially active gene ) ( p.a ) و هو الجين النشط قبل التأثير عليه  
وغير نشط بعد المعاملة الهرمونية.

ولتفسير دور الهرمونات في تنشيط الجينات هناك عدة افتراضات سوف نوجزها  
في الآتي:

الفرض الأول: تقوم الهرمونات ذات التأثير الإيجابي مثل الأوكسينات والجبرلينات  
والسيتوكينينات بتنشيط والجينات القابلة للتنشيط مثل  $p.a, a, p$  :  $ina$   
في حين تثبط الهرمونات السالبة مثل حمض الأبسيسك كل الجينات  
القابلة للتنشيط مثل  $p.a, p, ine$ .

الفرض الثاني: في هذا الفرض يقترح بناء على نموذج جاكوب وموند أن  
 $Regulator\ gene$  ينشط أو يثبط جين واحد فقط وذلك بإفراز الكابح  
كما سبق ذكره. وأن الهرمونات أو المستوي الهرموني يقوم بدور  
 $Effects$  في تأثيره على تغير طبيعة الكابح وبذلك يطلق قدرة الجين  
في التغير عن نفسها في صورة  $RNA$ .

الفرض الثالث: في هذا الفرض يقترح أن الهرمونات لا تقوم مباشرة بتنشيط الجين بل  
هي تؤثر في سير تفاعلات معينة أثناء عمليات التمثيل وأن إحدى أو  
بعض نواتج تلك التفاعلات هي التي تقوم بالتنشيط والتثبيط للجين.

الفرض الرابع: هي نظرية أطلق عليها حديثاً  $Second\ messenger$  تفترض هذه  
النظرية أن تأثيرات الهرمون لا يكون مباشراً لذلك أفترض أن  
الهرمون هو رسول أول في التأثير على الظواهر الفسيولوجية وهو  
يعمل على حدث أو تكوين رسول ثاني وهو المسئول عن إظهار  
تأثيرات الهرمونات. وقد اقترح  $Zenk$  ١٩٧٠ أن الرسول الثاني  
هو  $(CAMP) Cyclic\ Adenosine\ monophosphate$  وهو الذي  
يؤثر على العمليات المختلفة مثل:

فالهرمون ينشط إنزيم Triphosphate Adenosine والذي يقوم بتحويل (ATP) إلى cAMP ثم يقوم الأخير بالتأثير في عديد من الأنزيمات مثل تنشيطه لأنزيم Kinase والذي له دور في فسفرة عديد من المواد من أهمها البروتينات الهستونية فيؤدي ذلك إلى إيقاف تثبيطها لـ DNA وبالتالي تسمح له بعملية النسخ وعليه فالهرمون هنا ينشط الجين من خلال الرسول الثاني بطريقة غير مباشرة.

أما مستوى cAMP الداخلي فيمكن تنظيمه بواسطة تنشيط Adenylcyclase والذي يعمل على بناءه بواسطة تنشيط إنزيم Phosphodiesterase والذي يعمل على هدم رابطة الأستر الفسفورية في جزيئه فيتحول إلى مركب غير نشط هو monophosphate Adenosine وكمثل على تنشيط cAMP في النباتات الراقية ما نجده من تنشيط GA لتكوين إنزيم الاميليز في طبقة الالبيرون في بذور النجيليات.

هناك أيضا اعتقاد أن الاثيلين يقوم بدور Second messenger حيث أنه يتكون في كل الخلايا بتركيزات مختلفة وينتج تكوينه من الحمض الأميني الميثونين وميكانيكية هدمه ليست ضرورية حيث أنه غاز يتصاعد إلي الفضاء الخارجي Atmosphere وهناك كثيرا من الدلائل على أن IAA هو المحفز لإنتاج الاثيلين مما يؤكد هذا الاعتقاد أن الهرمونات أو مستوى معين من الهرمونات تؤثر في إنتاج الاثيلين ويقوم هو بدور الرسول الثاني في التأثير على نشاط الجينات بالسلب أو بالإيجاب.

## ثانيا : التنظيم بتأثير العوامل الخارجية : Régulation by external

## ١- درجة الحرارة Temperature:

تتميز التفاعلات الحيوية بان لها درجات حرارة خاصة تؤثر على سرعتها . ولكن تفاعل حيوي معامل حراري خاص (  $Q_{10}$  ) (و المعامل الحراري هو مقدار الزيادة في سرعة التفاعل الحيوي عند درجة حرارة ١٠ مئوية عند درجة الصفر المئوي ) .

وعموما فدرجة الحرارة المثلى لمعظم النباتات تتراوح بين ٢٤°م - أو ٣٢°م وتكون درجات الحرارة اقل او أكثر من ذلك ضارة بسير التفاعلات الحيوية ويختلف مقدار الضرر باختلاف النبات . ونظرا لأن لكل تفاعل حيوي معامل حراري خاص به لذلك نجد أن التغير في درجات الحرارة بالزيادة أو بالنقصان سوف يصبح مفضل لتفاعل حيوي عن آخر وبذلك تصبح درجة الحرارة عامل منظم لسير التفاعلات الحيوية وعمليات التمثيل الغذائي وعمليات التكيف ، وعليه نجد أن لكل طور من طوار النمو درجة مثلى من درجات الحرارة تختلف عن الأطوار الأخرى . والأمثلة على دور درجة الحرارة في التأثير على عمليات التكيف عديدة سنورد منها على سبيل المثال لا الحصر فقد وجد *Caso & Kefford ١٩٧٢* عند دراسة على نبات *Chondrilla juncea* أن زراعة الجذور *In vitro* لتكوين النموات الخضرية العرضية عليها Adventitious shoot كان افضل عند درجة حرارة ٢١ - ٢٧°م نهاراً ، ١٦ - ٢٢°م ليلا افضل من تعرضها لدرجة واحدة مستمرة هي ٢٥°م . كما وجد *Gautberet 1969* أن درجة حرارة ٢٦ نهارا ، ١٥ ليلا افضل في تجبير قطاعات فن درنات الطرطوفة افضل من ٢٥°م مستمرة أشار الى أن درجة الحرارة العالية نهارا تشجع على تخليق الكامبيوم في حين تشجع درجات الحرارة المنخفضة ليلا على تكثف الكامبيوم إلى مبادئ خروج الجذور .

## ٢- الضوء Light :

يجب النظر إلى الاحتياجات الضوئية للنباتات ليست لتمام عملية البناء الكربوهيدراتي و البناء الضوئي فحسب بل أن للضوء دور هام في عمليات التكشف ويعمل الضوء بميكانيكيات أخرى غير ميكانيكية التمثيل الضوئي في كثير من عمليات التميز والتكشف في النبات مما أطلق عليه اسم Photomorphogenesis وفي دراسة زراعة الأنسجة وجد Naylos & Nobel ١٩٨٦ أن أقصى تخليق للجذور علي قطاعات من درنات الطرطوفة يكون عند تعريضها لكثافة ضوئية قدرها Lux ٥٠٠٠ باستعمال ضوء لمدة ١٢ ساعة في حين وجد Margara ١٩٦٩ أن الحد الأقصى لتخليق الجذور علي Explant من نبات القرنيبيط كان Lux ٤٠٠ فقط ولمدة ٩ ساعات كما وجد Allewelct & Radlar 1961 أن نشأه الجذور العرضية لا تتكون علي شرائح سيقان نبات قصير النهار لاحدي أصناف العنب إلا إذا عرضت لظروف النهار القصير فقط.

كذلك نعلم أن هناك عدد من البذور يشجع الضوء من إنباتها مثل الخس *Lactuca sativa* كما وجد أن الضوء الأحمر يشجع علي الإنبات في حين الأشعة فوق الحمراء تثبط ذلك الإنبات وبالمثل هناك تأثيرات مشابهة للضوء علي عمليات التكشف الأخرى مثل عملية الإزهار.

وتحتوي خلايا النباتات الراقية علي نظام صبغي يعرف بالفينوكروم يمتص الضوء الأحمر ويتحول إلى صورة أخرى قادرة علي امتصاص الفوق أحمر ثم تتحول الصورة الأخيرة إلى الصورة الأولى عند امتصاصها للضوء فوق الأحمر Far red هذا النظام الصبغي يرتبط بالبروتين ولذلك أطلق عليه اسم Chromoprotein ويتركب من سلسلة من حلقات البيروول التي ترتبط فيما بينها بذرة كربون.



## الفيتوكروم وتنشيط الجين :

ما زال دور الضوء غير معروف في تنشيط الجين مباشرة أو بطريقة غير مباشرة مثل تأثيره على إحدى عمليات التمثيل والتي تقوم بدورها في تنشيط الجين كما أو يقوم بالتأثير على عدد من Effectors الخاصة بالتأثير على الكابح الذي يفرزه Regulator gene لمنع عمل Operator gene أو انه تحت تأثير توازن بيني معين ( حرارة - ضوء ) ثم التأثير في آليات الهرمونات فتكون توازن هرموني معين يؤثر على نشاط الجين ما زالت الأبحاث لها باقية .

مراجع مختارة :

- 1- Black, M. (1969): Light controlled germination of seeds. Symp. Soc. Exp. Biol. 23: 193- 217.
- 2- Borthwick, H.A. (1972): History of phytochrome. In K. Mitralos and W. Shropshire, Jr., eds., Phytochrome. New York: Academic Press.
- 3- DeGreef, J.,Ed. (1980): Photoreceptors and Plant Development. Antwerpe : Antwerpen Univ. Press.
- 4- Feldman, J.F. (1980): Genetic approaches to circadian clock. Ann. Rev. Plant. Physiol. 33: 583- 608.
- 5- Holmes, M.G. and Smith, H.( 1975): The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. IV. Light quality and plant development. Photochem. Photobiol. 25: 551- 557.
- 6- Pratt, L.H. (1982): Phytochrome : the protein moiety. Ann. Rev. Plant Physiol. 33:557-582.

ثانياً: منظمات النمو

( الهرمونات الطبيعية فى النبات )

**Plant Growth Bioregulators**



## مقدمة :

لقد وجد أن معظم العمليات الفسيولوجية النشطة وكذا مراحل النمو المختلفة في النبات تتحكم فيها تفاعل مولد كيميائية طبيعية منها النشط وكذا المثبط وتسمى هذه المواد الكيميائية بالهرمونات ولكي تميزها من الهرمونات الحيوانية سميت بالهرمونات النباتية ولقد عرفت بأنها مواد كيميائية طبيعية تخلقها النباتات للتحكم في نموها وكذا العمليات الفسيولوجية المؤدية له ويتم هذا في مناطق التخليق وأيضا في المناطق التي تنتقل إليها وهذه المواد تكون مؤثرة حتى في التركيزات الضعيفة منها .

ولقد أطلق على الهرمونات النباتية أسماء عديدة تبعا للعلماء فمنهم من أطلق عليها لمنظمات النمو أو منشطات النمو أو منظمات النمو الحيوية ..... الخ .

ولقد كانت الأوكسينات هي أول الهرمونات اكتشافا ثم اكتشفت الهرمونات النباتية الأخرى .

قسم العلماء الهرمونات النباتية أو منظمات النمو الى مجموعتين رئيسيتين الاولى يطلق عليها منشطات النمو والآخرى يطلق عليها مثبطات النمو . وتتضمن المنشطات ثلاث مجموعات رئيسية:

١- الأوكسينات      ٢- الجبريلينات

٣- السيتركينينات، أما المثبطات تتضمن حمض الأبسيسك والأيثيلين ..... الخ .

١- منشطات النمو Growth Stimulators :

ولا - الأوكسينات Auxins

- إكتشاف الاوكسينات :

لقد تم اكتشاف الأوكسينات في النصف الأخير من القرن التاسع عشر عند دراسة Charles-Darwin كمناعة الانحناء في النباتات . فعندما عرض الأغلفة الورقية للنباتات الى مصدر ضوئي وجد أنها تنحني تجاه الضوء وعندما غطي القمة النامية لهذه الأغلفة بورق معدني أو قطع هذه القمة وعرضها لمصدر ضوئي وجد أنها لا تنحني بدورها تجاه الضوء . ولقد اتضح من تجربته أنه يوجد منشط ما في القمة ينتقل من أعلى الى أسفل ويؤدي الى انحناء هذه الأغلفة الورقية .

في سنة ١٩١٩ قام Boysen Jensen بقطع قمة الأغلفة الورقية وحصر قطعة من الجيلاتين بين القمة المقطوعة والغلاف الورقي فوجد أن الأغلفة الورقية تنحني بدورها تجاه الضوء . الا أنه لم يذكر تفسير واضح لهذه العملية إلا أنه أضاف الى هذا المنشط المكتشف بـ Charles هو الذي يتحكم في النمو .

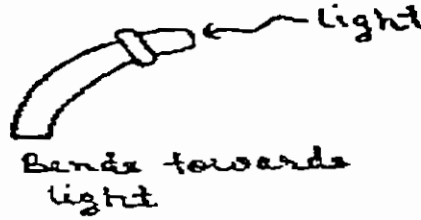
في عام ١٩١٩ وضع Paal تفسير لهذه العملية السابقة بأنه وجد أن القمة تفرز مادة مانتشط النمو في الجزء السفلي منها . ولذا وجد أنه اذا عرض قمة الأغلفة الورقية الى مصادر ضوئية واحدة من جميع الاتجاهات فإن نموها يصبح منتظما على عكس ما اذا تعرضت الأغلفة الورقية الى مصدر ضوئي من جانب واحد فإن نموها يصبح غير منتظما وهذا يرجع الى التوزيع الغير منتظم لهذه المادة . ولقد وجد أن تركيز هذه المادة في الجانب المظلم أعلى من الجانب المضيء وهذا السبب في زيادة نمو هذا الجانب وبالتالي الى انحناء الأغلفة الورقية .



Tip Removed

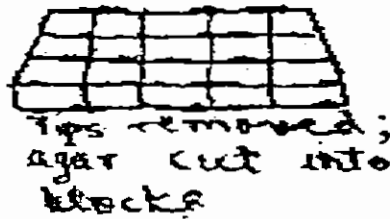
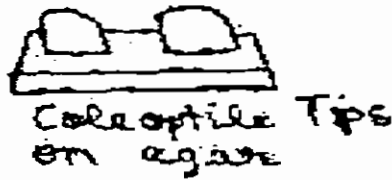


Gelatin inserted

Bends towards  
light

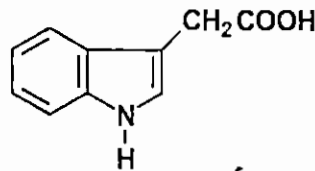
فى عام ١٩٢٦ و عام ١٩٢٨ تمكن Went من عزل هذه المادة من الأغلفة الورقية لنبات الزمير . ثم قام بقطع عدد من القمم النامية لنبات الزمير ووضعها على طبقة من الآجار وتركها فترة من الزمن ثم قام بقطعها الى مكعبات ثم وضع كل مكعب على الجزيء من الأغلفة فوجد أنها تستجيب ناحية الضوء وتنتحى حتى فى الظلام . ثم وضع هذا العالم هذه الطريقة السابقة لتعيين هذا المنشط ثم سمي هذه الطريقة الحيوية لتعيين الاوكسينات بطريقة انحناء الأغلفة الورقية للزمير . ثم أضاف أيضا أن انحناء الأغلفة الورقية يتناسب تناسبا طرديا وذلك خلال حدود أخطاء احصائية مع عدد الأغلفة الورقية المستخدمة وكذا مع الوقت التى تستغرقه هذه القمم المقطوعة على مكعبات الآجار ووجد أيضا أن الانحناء يتناسب تناسبا طرديا مع تركيز الاوكسينات الموجودة فى مكعبات الآجار .

في عام ١٩٣٥ تمكن Thiman من عزل مواد مختلفة سميت Heteroauxin واثضح أنها تشبه الى حد كبير التركيب الكيميائي لاندول حمض الخايك Indole .acetic acid



Agar block placed  
on one side  
and bending  
occurs (no light)

Indole-3-acetic acid



- Auxin metabolism -

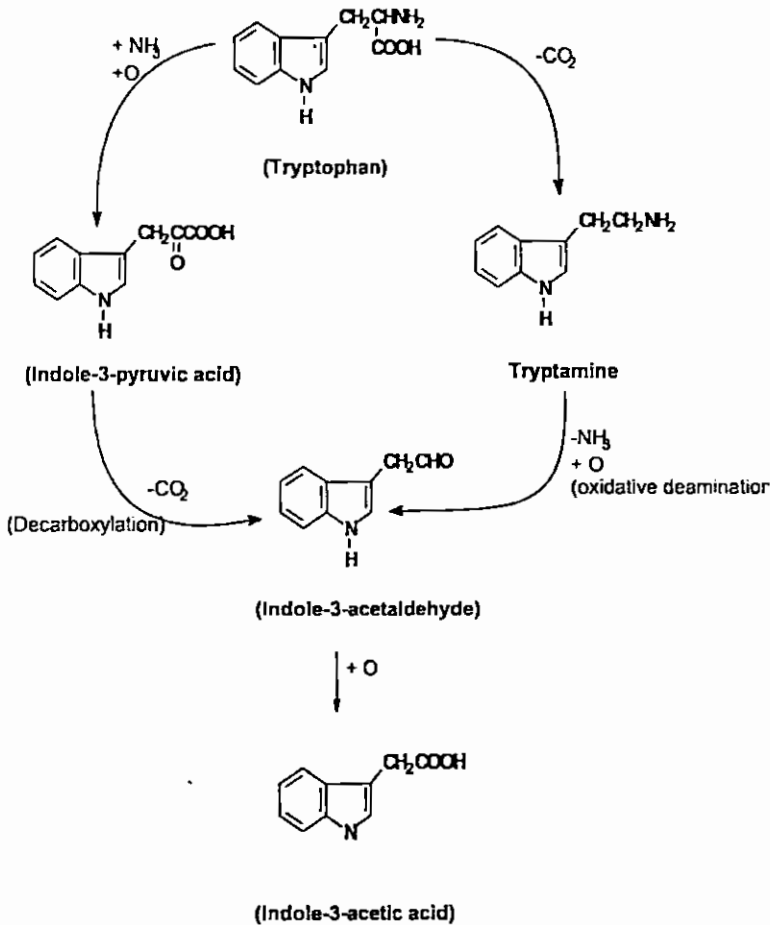
تشمل عمليات أيض الأوكسينات مايلي:



أ - تخليق Synthesis ب - هدم Destruction ج - ارتباط Conjugation

أ- تخليق الأوكسينات :-

يتم في معظم الأنسجة النباتية عملية تخليق الأوكسينات وفقا للمسارات التالية حيث يعتبر الحامض الأميني Tryptophan كمصدر أساسى فى عملية التخليق ، حيث أما أن يتحول أولا الى Indole pyruvic acid ثم الى Indole-3-acetaldehyde أو يكون أولا Tryptamine وبدورة يتحول الى Indole-3-acetaldehyde الذى أخيرا يتأكسد لينتج IAA .



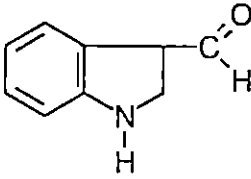
(الشكل ١٩) يوضح تخليق اندول حمض الخليك فى الأنسجة النباتية .

ب - هدم الأوكسينات :

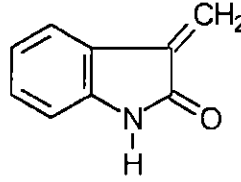
ليست عملية بناء الأوكسين فقط هي التي تتحكم في كمية الأوكسين في الأنسجة الحية ، لكن وجد أن هناك عمليات تتم في الخلايا للتحكم في كمية الأوكسين ومنها :

١- الأكسدة الضوئية Photo-oxidation :

إذا ترك الأوكسين IAA معرضا للضوء في أى محلول فإنه يتفكك الى مواد غير نشطة ، وجد أن هذه العملية تزداد وتنشط بمساعدة بعض الأصباغ وتم استخلاص هذه الأصباغ من النباتات ومنها riboflavin, violaxanthin وجد أن لها القدرة على امتصاص أطيايف الضوء وخاصة الطيف الأزرق ، نواتج الأكسدة الضوئية هما:



Indole aldehyde



3-methylene-2-oxindole

هذا المركب وجد أنه يثبط النمو ، لذلك يعتقد أن هذا هو سبب تثبيط الضوء للنمو في بعض الأنسجة النباتية.

٢- أكسدة إنزيمية : Enzymic oxidation of IAA

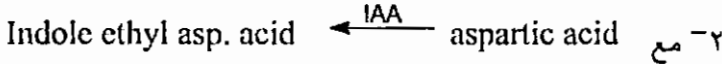
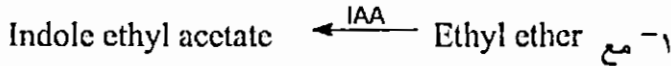
تم استخلاص انزيمين IAA-oxidase , Peroxidase ووجد أنهما يحتاجان الى Mn, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, Oxygen لكي يتم فعلها على IAA ، كذلك فإن نشاط IAA-oxidase يزداد بواسطة monophenols يقل في حدود Ortho-diphenols .

وقد وجد أيضا أنه يتم تحويل IAA في حدود هذه الانزيمات الى نفس المركبات السابقة ولوحظ أن نشاط هذه الانزيمات يزداد مع زيادة عمر الأنسجة ، حيث لوحظ أن

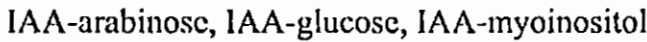
هناك علاقة عكسية بين تركيز هذه الانزيمات ومعدل النمو في عديد من الأعضاء النباتية ، بمعنى أنه كلما ازدادت هذه الانزيمات في نسيج ما أدى الى خفض معدل النمو .

### ج - عمليات أخرى تؤدي الى خفض نشاط الأوكسين: Conjugation

لوحظ أيضا أن هناك بعض المركبات يرتبط بها الأوكسين ولكن يكون في هذه الحالة غير منشطا للنمو من أمثلة ذلك:



٣- يرتبط الأوكسين مع عديد من السكريات مكونا المركبات الآتية :



٤- وجد أيضا أن تتكون مركبات من تفاعل الأوكسين مع البروتين .

### بعض الوظائف الفسيولوجية للأوكسينات:

١- في عمليات الانقسام الخلوى تزداد هذه العملية اذا وجد كميات من الأوكسين فى الوسط .

٢- فى عمليات استطالة واتساع الخلايا ، وخاصة وجد هذا التأثير واضحا فى الأغلفة الورقية للنباتات ، حيث وجد أن معدل الزيادة فى الطول واتساع الخلايا يزداد مع زيادة تركيز IAA .

٣- دور الاكسين فى الانتحاء الضوئى الموجب للأغلفة الورقية Phototropism  
تفسر هذه العملية - الانتحاء الضوئى الموجب - بأنه عند تعريض هذه الأجزاء النباتية لمصدر ضوئى جانبى فإن ذلك يؤدي الى أكسدة ضوئية

وتكسیر للأوكسين IAA وتحويله كما سبق الى نواتج غير نشيطة في عمليات النمو ، ولكن الجانب الغير معرض للضوء لايزال يحتوى على قدر كبير من IAA النشط في عمليات النمو ، لذلك يزداد معدل النمو في هذا الجانب عن الجانب المضاء ، ممايؤدى الى حدوث الانحناء ناحية الضوء .

٤- تؤثر الأوكسينات في عملية الانتحاء الأرضى الموجب للجذر Geotropism .

٥- تعمل الأوكسينات على زيادة معدل امتصاص الماء Water uptake .

٦- تؤدى الأوكسينات الى زيادة معدل التنفس .

٧- تؤثر الأوكسينات أيضا في عملية تخليق البروتين ، الأحماض الميوكلوبيدية .

٨- تعمل على توجيه حركة المواد الغذائية ، حيث وجد أن المناطق المحتوية على تركيزات عالية من الأوكسين IAA لها القدرة على تجميع المواد الغذائية فيها .

٩- للأوكسين دور في ظاهرة السيادة القمية Apical dominance . حيث وجد في بعض النباتات حدوث نمو للبرعم الطرفى ، تثبيط نمو البراعم الجانبية ، وعند قطع البرعم الطرفى . ظهر النمو للبراعم الجانبية ولكن عند إضافة IAA الى القمة المقطوعة استمرت عملية التثبيط في نمو البراعم الجانبية . ولكن أمكن التغلب على ذلك باستخدام CK السيتوكينين ، أو الجبريللين فسر ذلك على أن IAA عند انتقاله من البرعم الطرفى لأسفل ، فانه يؤدى الى إعاقه تكوين الأنسجة التوصيلية بين البراعم الجانبية والاسطوانة الوعائية ممايؤدى الى منع وصول المواد الغذائية اليها واللازمة في النمو .

١٠- دور الأوكسين في عملية Parthenocarpy : حيث لوحظ في بعض الأنجاس النباتية أنه في بعض الأزهار يمكن للمبيض أن يعطى ثمرة بدون عملية تلقيح ، لكن هذه الثمار تكون لابذرية ، وجد أن السبب في ذلك هو

احتواء هذه الأزهار على كميات عالية من IAA ، عند استخدام 2,4-D أو IAA ورشها على الأزهار أدى ذلك بالفعل الى تكوين ثمار لابذرية ، اتضح ذلك فى حالة العنب البناتى والبرتقال .

• عملية انتقال الاوكسين IAA فى النبات:

يتم انتقال الاوكسين دائما فى اتجاه قاعدى Polar Basipetal فى الساق ، لكن الى الجذر فإن الانتقال يكون Acropetal "قمى"

خصائص هذه العملية :

١- ينتقل IAA دائما من المناطق المحتوية على تركيز عال الى الأقل تركيزا .

٢- تعتمد هذه العملية على الطاقة الناتجة من عمليات الهدم .

٣- أن هذه العملية ليست عملية انتشار بسيطة .

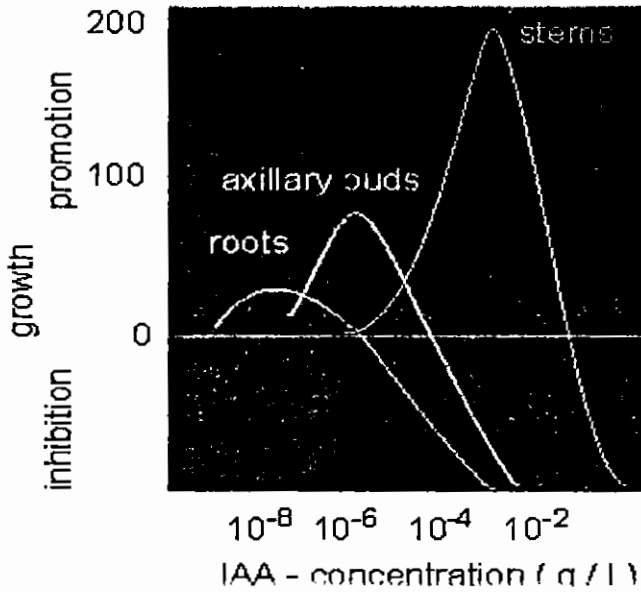
٤- تعتمد هذه العملية كذلك على تركيز الأكسجين فى الأنسجة ، حيث لوحظ أنها تزداد بزيادة نسبته ، تقل أو تكاد تختفى بقله تركيز الاوكسين .

٥- تقل هذه العملية بزيادة عمر النبات أو عمر الانسجة النباتية .

أماكن تخليق الاوكسين IAA :

تستطيع القمة النامية للساق أو الثمار ، الأوراق الحديثة النشأة ، كذلك فى بعض الأنجاس النباتية ، القمة النامية للجذر تقوم بعملية تخليق الاوكسين .

العلاقة بين تركيز الأوكسين ومعدل نمو الأعضاء النباتية المختلفة .



(الشكل ٢٠) يوضح العلاقة بين تركيز الأوكسين ومعدل نمو الأعضاء النباتية المختلفة.

يلاحظ من هذا الشكل أن احتياج الجذر للأوكسين في عمليات النمو تكون عند أقل التركيزات ، عند زيادة IAA عن هذه القيمة يؤدي الى تثبيط النمو .

يحتاج البرعم الى تركيزات أعلى من القيمة المطلوبة لنمو الجذر ولكن الساق يحتاج الى كميات عالية جدا من الأوكسين في النمو ، لكن أيضا إذا زادت كمية IAA تؤدي الى عملية تثبيط النمو .

مراجع مختارة :

- 1- Aldesuquy, H. S. (2000) : Effect of indol-3-yl acetic acid on photosynthetic characteristics of wheat flag leaf during grain filling. *Photosynthetica*. 38 (1):135-141.
- 2- Aloni, R. (2001) : Foliar and axial aspects of vascular differentiation : Hypotheses and evidence . *J. Plant Growth Regul.* 20:22-34 .
- 3- Chen, J. G., Ullah, H., Young, J. C., Sssman, M. R. and Jones, A. M. (2001) : ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis *Genes Dev.* 15:902-911 .
- 4- Fasano, J. M.; Swanson, S. J.; Blancaflor, E. B.; Dowd, P. E.; Kao, T. H. and Gilroy, S. (2001) : Changes in root cap pH are required for the gravity response of the *Arabidopsis* root . *Plant Cell* . 13:907-921 .
- 5- Friml, J.; Wlśniewska, J.; Benková, E.; Mendgen, K. and Planne, K. (2002) : Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis* . *Nature* 415:806-809 .
- 6- Fujihira, K.; Kurata, T.; Watahiki, M. K.; Karahara, I. and Yamamoto, K. T. (2000 ) : An agravitropic mutant of *Arabidopsis* , endodermal-amyloplast less 1, that lacks amyloplasts in hypocotyls endodermal cell layer . *Plant Cell Physiol.* 41:1193-1199 .
- 7- Geldner, N.; Friml, J.; Stierhof, Y. D.; Jurgens, G. and Palme, K. (2001) : Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking . *Nature* 413:425-428 .
- 8- Gray, W. M.; Kepinski, S.; Rouse, D.; Leyser, O. and Estelle, M. (2001 ) : Auxin regulates the SCFTIR1-dependent degradation of AUX/IAA proteins . *Nature* 414:271-276 .

- 9- Kim, Y.-S.; Min, J.-K.; Kim, D. and Jung, J. (2001) : A soluble auxin-binding protein, ABP57. J. Biol. Chem. 276:10730-10736 .
- 10- Kuhlemeier, C., and Reinhardt, D. (2001) : Auxin and Phyllotaxis . Trends in Plant Science . 6:187-189 .
- 11- Ljung, K., Bhalerao, R. P. and Sandberg, G. (2001) : Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in Arabidopsis during vegetative growth . Plant J. 29:325-332 .
- 12- Murphy, A. S.; Peer W. A. and Taiz, L. (2000) : Regulation of auxin transport by aminopeptidases and endogenous flavonoids. Planta 211:315-324 .
- 13- Steffens, B.; Feckler, C.; Palme, K.; Chritian, M.; Bottger, M. and Luthen, H. (2001) : The auxin signal for protoplast swelling is perceived by extracellular ABP1 . Plant J. 27:1-10 .
- 14- Yoder, T. L.; Zheng, H.-Q.; Todd, P. and Stachelin, L. A. (2001) : Amyloplast sedimentation dynamics in maize collumella cells support a new model for the gravity-sensing apparatus of roots . Plant Physiol. 125:1045-1060 .
- 15- Zenser, N.; Ellsmore, A.; Leasure, C. and Callis, J. (2001) : Auxin modulates the degradation rate of Aux/IAA proteins . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:11795-11800 .
- 16- Zheng, H. Q. and Stachelin, L. A. (2001) : Nodal endoplasmic reticulum, a specialized form of endoplasmic reticulum found in gravity-sensing root tip columella cells . Plant Physiol. 125:252-265 .



ثانيا : الجبريلينات

Gibberellins



لاحظ العالم اليابانى Kurosawa فى سنة ١٩٢٦ أن نباتات الأرز المصابة بفطر *Gibberelia Fujikuroi* تتميز فى نمو الساق طوليا عن النباتات الغير مصابه بدرجة ملحوظة إستنتج هذا العالم أنه لابد وأن هناك مادة منشطة للنمو يفرزها هذا الفطر ، حيث وجد أن المستخلص الفطرى كان قادراً على احداث نفس درجة تنشيط النمو فى الساق فى نباتات غير مصابة. عرفت هذه المادة المنشطة بعد عزلها بالجبريللين.

وبدراسة النشاط البيولوجى لهذه المادة الجديدة وجد أنها تؤثر فى كثير من عمليات النمو بالاضافة الى أثرها فى نمو الساق طولياً. ظلت نتائج هذه البحوث محجوبة عن أوروبا الغربية حتى بعد الحرب العالمية الثانية . تم التوصل بعد ذلك فى عام ١٩٥٧م الى وجود هذه الهرمونات فى النباتات الراقية بواسطة *Phinney et al.* بتلك أصبح واضحاً أن هناك مجموعة ثانية من هرمونات النمو التى من الممكن أن يكون لها دوراً هاماً فى عمليات النمو والتطور.

هناك طريقتان لتمييز أى مركب حيوى ، أولاً : التركيب الكيميائى ، ثانياً: الوظيفة الفسيولوجية . أوضح *Cross et al.* فى سنة ١٩٦١ أن جميع الجبريلينات تتميز بهيكل عام يعرف Gibbane ring ، لابد أن تنتج هذه المركبات تأثيرات فسيولوجية مثل حمض الجبريلليك Gibberellic acid ( $GA_3$ ) بمعنى أن لها فحص حيوى (bio-assay) مخصص لها. وهناك طريقتان للفحص الحيوى للجبريلينات:

(١) إستطالة السيقان المتقزمة .

(٢) تنشيط  $\alpha$ -amylase فى اندوسيرم الشعير .

ولقد استخدم العديد من النباتات المختلفة فى الفحص الحيوى لدراسة تأثير  $GA_3$  على استطالة الساق ، لكن الشائع فسيولوجيا استخدام الذرة القزمية ، البسلة القزمية .

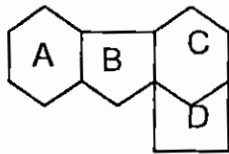
ويشمل هذا الفحص الحيوى (١) عدة خطوات منها (Hayashi & Rappaport) سنة ١٩٦٦):

أ - تجهز بذور البسلة أو الذرة القرمية ثم تنقع لمدة ٦-٨ ساعات فى الماء ، بعد ذلك تنبت فى الظلام .

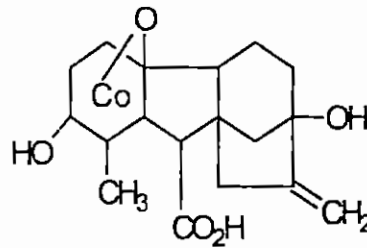
ب - بعد ٤ أيام تعرض البادرات لضوء أحمر .

ج - فى اليوم الخامس تضاف المادة الهرمونية المذابة فى ٥ ر. % كحول ايثيلى (10 ml) الى قمة كل نبات :

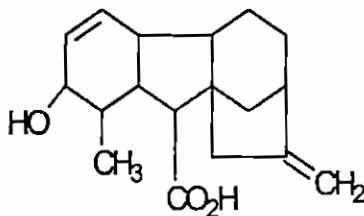
د - بعد ٥ أيام أخرى يقاس طول السويقة الفوقى فلقية ثم تقارن أطوال النباتات المعاملة بالنباتات المستخدمة Control والمستمعل فيها كحول فقط . كلما إزدادت درجة التأثير على نمو الساق دل ذلك على أن هذه المادة لها نشاط مثل الجبريلين .



Gibbane skeleton



GA<sub>1</sub>



GA<sub>3</sub>

وتتميز الجبريلينات بوجود Gibbane skeleton في معظمها ويتصل فيها حلقة لاكتون Lactone ring بالحلقة A ، مجموعة كربوكسيل Carboxyl group بالحلقة B ولكن الاختلاف فيما بين هذه المركبات فقط في وجود أو غياب مجموعة هيدروكسيل ورابطة ثنائية في الحلقة A أو مجموعة هيدروكسيل في موضع اتصال الحلقتين C, D .

وجد أن بعض هذه المركبات لها خصائص حامضية ، بعضها الآخر متعادل حيث تكون في هذه الحالة مركبات استر .

ومعظم هذه المركبات تكون فعالة في واحد أو أكثر من الفحوصات الحيوية bio-assays ولكن هناك اختلاف في أنشطتها الفسيولوجية .

#### توزيع وتخليق الجبريلينات في النباتات :

- أثبتت البحوث العلمية في هذا المجال أن هذه المركبات الهرمونية توجد في أغلب النباتات الزهرية واللازهرية حيث تم تعيين هذه المركبات بالإضافة إلى النباتات الراقية . فلقد وجدت في السراخس ، الحزازيات ، الطحالب ، في بعض أنواع الفطريات والبكتريا . ويوجد في النبات الواحد العديد من هذه المركبات بعكس الأوكسينات والسيتوكينينات التي يوجد منها مركب واحد فقط يسود في كل النباتات .

- وتوجد هذه المركبات على أكثر من حالة في داخل النبات كمثال لذلك هناك ثلاث صور:

١- مركبات حرة

٢- أسترات

٣- مركبات مرتبطة بالبروتين ويتم تحرير الجبريللين منها بفعل الانزيمات المحللة للبروتين .

• تتوزع هذه المركبات في النبات في جميع الأعضاء ، لكن أغنى هذه الأعضاء هي البذور وكذلك فإن الأوراق الحديثة النشأة تكون أغنى من الأوراق الناضجة والسيقان الناضجة .

كما أثبتت التجارب أيضا وجود هذه المركبات في جذور النباتات الراقية مما يدل على أنها تصنع كذلك في الجذر وتنتقل خلال الأوعية الخشبية الى المجموع الخضرى . وقد إتضح أن هذه المركبات تتركز بصفة أساسية في المناطق النامية في النبات وهذا يؤيد دورها في تنظيم عمليات النمو والتطور في النبات .

• تم التوصل الى أن أهم مراكز تخليق هذه المركبات هي قمم الساق والجذر ، كذلك في الأوراق الحديثة التكوين وفي أجنة واندوسيرم البذور النامية .

• وجد أن هذه المركبات تنتقل في النبات في الخشب واللحاء ، فعند اضافتها الى الفلقتين لنبات الفول وجد أنتقلها الى الجذر وكذلك الساق وهذا مما يؤكد اختلاف انتقالها عن الأوكسينات والتي تنتقل من القمة الى القاعدة أى Basipetally ، بالتالى فإن حركة هذه المركبات حول النبات تتشابه تماما مع بعض النواتج الأيضية العضوية مثل الكربوايدراتية والأحماض الأمينية .

تأثيرات الجبريللين الفسيولوجية :

١- كسر سكون البذرة الفسيولوجي دون الحاجة للتضيد لتعوضه الاحتياجات الضوئية مما يزيد من نسبة الإنبات وانتظامه واختصار مدته .

٢- تخفيض مدة الارتباع أو تعويضها تماما .

- ٣- تنشيط نمو البراعم الساكنة ويستفيد من ذلك في كسر سكون براعم درنات البطاطس حديثة النضج .
- ٤- تنشيط انقسام واستطالة الخلايا مما يزيد من النمو الخضري خاصة النمو الطولي ولكن لمدة قصيرة يعقبها بطيء النمو ويستفاد منه في الحصول على قفزة سريعة في نمو حاصلات الخضر الورقية والعلف ونباتات الزينة المرباة في أصص .
- ٥- تزهّر نباتات النهار الطويل المعاملة به تحت ظروف النهار القصير أي أنه عوض تأثير النهار الطويل فقط .
- ٦- تسرع المعاملة به من تقصير فترة الطفولة كما في الخرشوف والموز .
- ٧- يساعد على تكوين ثمار بكرية كما في الخوخ والمشمش والكمثرى والتفاح .
- ٨- يضاعف من حجم حبات العنب ويزيد طول حامل الحبات .
- ٩- يؤخر من اكتمال نمو ونضج الثمار وحدوث الشيخوخة مما يسمح بفترة تسويق طويلة في المشمش والبرقوق والموز .

مراجع مختارة :

- 1- Aldesuquy, H. S. (1995): Hormones induced modifications in the responses of wheat flag leaf to NaCl . Biol. Plant., 37(4): 605-611.
- 2- Aldesuquy, H. S. (1998): Effect of seawater salinity and gibberellic acid on abscisic acid, amino acids and water – use efficiency by wheat plants. Agrochimica. 42: 147-157.
- 3- Aldesuquy, H. S. (1998): Effect of gibberellic acid, indole-3-acetic acid, abscisic acid and seawater on growth characteristics and chemical composition of wheat seedlings. Egypt J. Physiol. Sci., 22 (3): 451-466.
- 4- Aldesuquy, H. S . and Baka, Z. A. M. (1998): Interactive effect of seawater and plant hormones on the pigment content and chloroplast ultrastructure of wheat flag leaf . 6th Conference of Egyptian Botanical Society, 24-26 Nov. 98. Vol. I: 51-64.
- 5- Carrera, E.; Bou, J.; Garcia-Martinez, J. L. and Part, S. (2000) : Changes in GA 20-oxidase gene expression strongly affect stem length, tuber induction and tuber yield of potato plants . Plant J. 22:247-256 .
- 6- Dill, A., and Sun, T. P. (2001) : Synergistic derepression of gibberellin signaling by removing RGA and GA<sub>1</sub> function in *Arabidopsis thaliana* . Genetics 159:778-785 .
- 7- Dill, A.; Hung, H. S. and Sun, T. P. (2001) : The DELIA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:14162-14167.
- 8- Elliott, R. C.; Ross, J. J.; Smith, J. J. and Lester, D. R. (2001) : Feed-forward regulation of gibberellin deactivation in pea . J. Plant Growth Regul. 20:87-94.



- 9- Fabian, T.; Lorbiecke, R.; Umeda, M. and Sauter, M. (2000) :  
The cell cycle genes *cycA1;1* and *cdc2Os-3* are coordinately  
regulated by gibberellin in plant . *Planta* 211:376-383.
- 10- Hedden, P., and Phillips, A. L. (2000) : Gibberellin  
metabolism: New insights revealed by the genes . *Trends*  
*Plant Sci.* 5:523-530.



ثالثا : السيتوكينينات

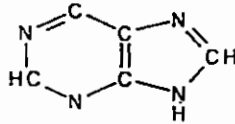
Cytokinins



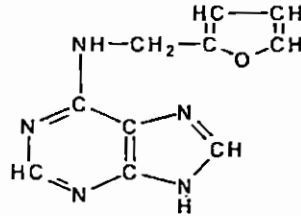
## السيتوكينينات

- هذه المجموعة من الهرمونات هي مشتقات من الأدينين Adenine منها مركبات تخليقية مثل 6-benzylaminopurine, kinetin لكن المعروف أن Zeatin هو سيتوكينين يوجد في حبوب الذرة .

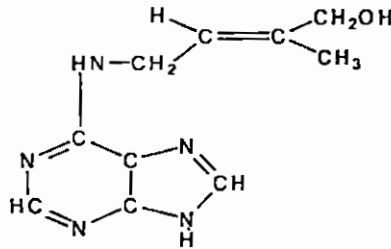
- هذه المركبات قليلة الانتقال - بطيئة في النباتات اذا ماقورنت بالجبريللين ، الأوكسين وهناك أيضا بعض السيتوكينينات الطبيعية Zeatin وتصنع هذه المركبات الطبيعية في جذور النباتات بصفة أساسية .



Adenine  
(6-Amino purine)



Kinetin  
(6-furfurylamino purine)



Zeatin  
(N 6-(Trans-6-hydroxymethyl-γ-methylalkyl)adenine)

\* الوظائف الفسيولوجية للسيتوكينينات :

١. Cell division الانقسام الخلوى : أساسية جدا فى عمليات الانقسام الخلوى.
٢. Cell enlargment إتساع الخلايا : وجد أنها تسبب زيادة فى إتساع الخلايا أثناء نمو الأوراق النباتية .
٣. هذه المركبات مهمة فى Morphogenesis ' عملية التخليق الشكلى ' حيث تؤثر فى تكوين الساق Shoot formation ولا بد أن هذه العملية تعتمد على نسبة الأوكسين الموجودة .
٤. Accumulation of solutes تجمع المواد الغذائية الذائبة وجد أن المناطق الموجود بها هذه المركبات لها القدرة على تجميع وتراكم المواد الذائبة فيها بنسبة أكبر من المناطق الخالية منها .
٥. منع الشيخوخة Prevention of senescence :  
وجد أن هذه المركبات عند اضافتها الى الأوراق المقطوعة فانها تؤدى الى بطئ حدوث ظاهرة الشيخوخة وذلك لأنها :  
أولا: تقلل تكوين أنزيمات Hydrolases ، منها nucleases ، المحللة للبروتين . Proteases  
ثانيا: لأنها تمنع حركة المواد الغذائية من هذه المناطق المعاملة بها .
٦. تكوين الانزيمات Enzyme formation :  
تساعد هذه المركبات على تخليق بعض الانزيمات الهامة فى عملية البناء الضوئى .

- ٧- تدخل هذه المركبات في RNA وخاصة tRNA ، لذلك يعتقد الكثير من العلماء أن هذه المركبات ضرورية نتيجة تكوينها لجزئ tRNA .
- ٨- السيتوكينين ، الكمون Dormancy لهذه المركبات القدرة على التغلب على ظاهرة الكمون في البزاعم والبذور .

مراجع مختارة :

- 1- Ainley, W. and Key, J.. (1993) : Regulatable endogenous production of cytokinins up to 'toxic' levels in transgenic plants and plant tissues. Plant Mol. Biol. 22:13-23.
- 2- Aldesuquy, H. S. and Ibrahim, A. H. (2001): Water relation, abscisic acid and yield of wheat plants in relation to the interactive effect of seawater and growth bioregulators. Agronomy & Crop Science, 187: 185-193.
- 3- Aldesuquy, H.S.; Haroun, S.A.; Abo-Hamed, S.A. and El-Said (2004): Ameliorating effect of kinetin on pigments, Photosynthetic characteristic, carbohydrate contents and productivity of cadmium treated *Sorghum bicolor* plants. Phyton, 43: 351-36.
- 4- Åstot, C.; Dolczal, K.; Nordström, A.; Wang, Q.; Kunkel, T.; Moritz, T.; Chua, N. H. and Sandberg, G.( 2000) : An alternative cytokinin biosynthesis pathway. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 97:14778-14783.
- 5- Bilyeu, K.D.; Cole, J.L.; Laskey, J.G.; Rickhof, W.R.; Esparza, T.J.; Kramer, M.D. and Morris, R.O.( 2001): Molecular and Biochemical Characterization of a Cytokinin Oxidase from Maize. Plant Physiol. 125 Plant Physiol.
- 6- Chaudhury, A.M.; Letham, S.; Craig, S. and Dennis, E.( 1993): *ampl-a* mutant with high cytokinin levels and altered embryonic pattern, faster vegetative growth, constitutive photomorphogenesis and precocious flowering. Plant J. 4:907-916.
- 7- Cubas, P.; Lauter, N.; Doebley, J. and Coen E. (1999): The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. Plant J. 18:215-222.



- 8- Frank, M.; Rupp, H.M.; Prinsen, E.; Motyka V.; Van Onckelen, H. and Schmülling, T. (2000): Hormone autotrophic growth and differentiation identifies mutant lines of *Arabidopsis* with altered cytokinin and auxin content or signaling. *Plant Physiol.* 122:721-729.
- 9- Gamble, R.L.; Coonfield, M.L. and Schaller, G.E. (1998): Histidine kinase activity of the ETR1 ethylene receptor from *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95:7825-7829.
- 10- Hwang, I. and Sheen, J. (2001): Two-component circuitry in *Arabidopsis* signal transduction. *Nature.* 413:383-389.
- 11- Imamura, A.; Hanaki, N.; Nakamura, A.; Suzuki, T.; Taniguchi, M.; Kiba, T.; Ueguchi, C.; Sugiyama, T. and Mizuno, T. (1999): Compilation and characterization of *Arabidopsis thaliana* response regulators implicated in His-Asp phosphorelay signal transduction. *Plant cell Physiol.* 40:733-742.
- 12- Inoue, T.; Higuchi, M.; Hashimoto, Y.; Seki, M.; Kobayashi, M.; Kato, T.; Tabata, S.; Shinozaki, K. and Kakimoto, T. (2001): Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from *Arabidopsis*. *Nature.* 409:1060-1063.
- 13- Kakimoto, T. (2001): Identification of plant cytokinin biosynthetic enzymes as dimethylallyl diphosphate:ATP/ADP isopentenyltransferases. *Plant Cell Physiol.* 42:677-685
- 14- Lohrmann, J.; Buchholz, G.; Keitel, C.; Sweere, C.; Kircher, S.; Bäurle, I.; Kudla, J. and Harter K. (1999): Differentially-expressed and nuclear-localized response regulator-like proteins from *Arabidopsis thaliana* with transcription factor properties. *J. Plant Biology.* 1:495-506.
- 15- Mähönen, A.P.; Bonke, M.; Kauppinen, L.; Riikonon, M.; Benfey, P. and Helariutta, Y. (2000): A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Genes and Dev.* 14:2938-2943.

- 16- Martin, R.C.; Mok, M.C; Hauben, J.E. and Mok, D.W.S. (2001): A maize cytokinin gene encoding an O-glucosyltransferase specific to c.s-zeatin. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 98:5922-5926.
- 17- Medford, J.; Horgan, R.; El-Sawi Z. and Klee H. (1989): Alterations of endogenous cytokinins in transgenic plants using a chimeric isopentenyl transferase gene. Plant Cell. 1:403-413.
- 18- Posas, F. and Saito, H. (1998): Activation of the yeast SSK2 MAP kinase kinase kinase by the SSK1 two-component response regulator. EMBO J. 17:1385-1394.
- 19- Reichmann, J.L., Martin, G.; Reuber, L.; Jiang, C.-Z.; Keddie, J.; Adam, L.; Pineda O.; Ratcliffe, O.J.; Samaha, R.R.; Creelman R.; Pilgrim, M.; Broun, P.; Zhang, J.Z.; Ghandehari, D.; Sherman, B.K. and Yu G.-L. (2001): Arabidopsis transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. Science. 290:2105-2110.
- 20- Riou-Khamlichi, C.; Huntley, R.; Jacquemard, A. and Murray J.A. (1999): Cytokinin activation of *Arabidopsis* cell division through a D-type cyclin. Science. 283:1541-1544.
- 21- Sakai, H.; Aoyama, T. and Oka, A. (2000): Arabidopsis ARR1 and ARR2 response regulators operate as transcriptional activators. Plant J. 24:703-711.
- 22- Suzuki, T.; Sakurai, K.; Ueguchi, C. and Mizuno, T. (2001c) : Two types of putative nuclear factors that physically interact with histidine-containing phosphotransfer (Hpt) domains, signaling mediators in His-to-Asp phosphorelay, in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiol. 42:37-45.
- 23- Suzuki, T.; Zakurai, K.; Imamura, A.; Nakamura, A.; Ueguchi, C. and Mizuno, T. (2000): Compilation and characterization of histidine-containing phosphotransmitters implicated in His-to-Asp phosphorelay in plants: AHP signal transducers of

- Arabidopsis thaliana*. Biosci. Biotechnol. Biochem. 64:2482–2485.
- 24- Taya, Y.; Tanaka, Y. and Nishimura S. (1978): 5'-AMP is a direct precursor of cytokinin in *Dictyostelium discoideum*. Nature. 271:545–547.
- 25- Ueguchi, C.; Sato, S.; Kato, T. and Tabata, S. (2001): The AHK4 gene involved in the cytokinin-signaling pathway as a direct receptor molecule in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiol. 42:751–755.
- 26- Urao, T.; Miyata, S.; Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. (2000): Possible His to Asp phosphorelay signaling in an *Arabidopsis* two-component system. FEBS Lett. 478:227–232.
- 27- Welch, M.; Osawa, K. and Aizawa, S. I. (1993): Eisenbach M. Phosphorylation-dependent binding of a signal molecule to the flagellar switch of bacteria. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90:8787–8791.
- 28- Werner, T.; Motyka, V.; Strnad, M. and Schmülling, T. (2001): Regulation of plant growth by cytokinin. Proc. Natl. Acad. Sci USA. 98:10487–10492.
- 29- West, A.H. and Stock, A.M. (2001): Histidine kinases and response regulator proteins in two-component signaling systems Trends Biochem. Sci. 26:369–376.



ب - مثبطات النمو

**Growth Inhibitors**

## ب - مثبطات النمو Growth Inhibitors

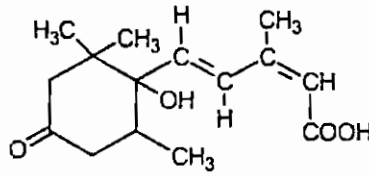
### أولا : حمض الأبسيسك Absciscic Acid

ويتكون هذا الهرمون في النباتات الراقية بطريقتين :

١- من تكسير بعض الأصباغ مثل Carotene

٢- من حمض Mevalonic acid

يزداد تكوين هذا الهرمون في الأوراق عند حدوث Water stress حيث تزداد كميته بدرجة عالية جداً .



ABA

الوظائف الفسيولوجية :

١- انغلاق الثغور Stomatal closure :

وجد أن هذا الهرمون له القدرة عند التركيزات العالية يؤدي الى تغير في الحالة المائية في الخلايا الحارسة حيث يعمل على خروج البوتاسيوم خارج الخلايا الحارسة  $K^+$  Efflux - والذي له دور أساسي في المحافظة على امتلاء هذه الخلايا عند زيادة كميته فيها ، وبالتالي عندما يتناقص البوتاسيوم بسبب هذا الهرمون فإنها تفقد درجة امتلائها ، مما يؤدي الى انغلاق الفتحات الثغرية ، بالتالي تقل عملية النتج، ويؤثر ذلك أيضا على عملية البناء الضوئي .

## ٢- تثبيط عمل $GA_3$ :

وجد أن هذا الهرمون يعمل على تثبيط عمل  $GA_3$  حيث يعمل على عدم تنشيط تكوين  $\alpha$ -amylase الذى يقوم بها  $GA_3$  .

## ٣- ABA وعملية الكمون :

وجد أن عملية الكمون فى البراعم والبذور تزداد مدتها بزيادة وجود هذا لهرمون ويرجع ذلك كما يرى البعض الى اعاقه تكوين RNA فى وجود هذا لهرمون .

١- يساعد هذا الهرمون على تساقط الأوراق ، الأزهار .

٢- إعاقه النمو فى الأوراق أثناء النمو .

مراجع مختارة :

- 1- Boxall, S.F., Martin, T.R. and Graham IA. (1997): Arabidopsis thaliana mutants that are carbohydrate insensitive. Plant Physiol. 114: S-247.
- 2- Cooper, T.G and Beevers, H .(1969): Mitochondria and glyoxysomes from castor bean endosperm. J Biol Chem . 244: 3507-3513 .
- 3- Dewald D.B; Sadka, A. and Mullet J.E. (1994): Sucrose modulation of soybean Vsp gene expression is inhibited by auxin. Plant Physiol . 104: 439-444 .
- 4- Finkelstein, R.; Tenbarger K, Shumway J, Crouch M. (1985): Role of abscisic acid in maturation of rapeseed embryos. Plant Physiol . 78: 630-636 .
- 5- Garcarrubio. A.; Legaria JP, Covarrubias AA.(1997): Absciscic acid inhibits germination of mature Arabidopsis seeds by limiting the availability of energy and nutrients. Planta . 203: 182 -187.
- 6- Halford, N.G.; Purcell,P.C. and Hardie, D.G.( 1999):Is hexokinase really a sugar sensor in plants? Trends Plant Sci. 4: 117-120 .
- 7- Jang, J.; Sheen, J. (1997) :Sugar sensing in higher plants. Trends Plant Sci. 2: 208 -214 .
- 8- Kraepiel, Y. and Rousselin, P. S. (1994): Analysis of phytochrome- and ABA-deficient mutants suggests that ABA

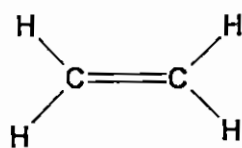


- degradation is controlled by light in *Nicotiana plumbaginifolia* .  
Plant J. 6: 665-672
- 9- Moore, B.D. and Sheen, J. (1999): Plant sugar sensing and signaling: a complex reality. Trends Plant Sci. 4: 250 .
  - 10- Pego, J.V.; Weisbeek, P.J. and Smeeckens, S.C.M . (1999): Mannose inhibits *Arabidopsis* germination via a hexokinase-mediated step. Plant Physiol . 119: 1017 -1023 .
  - 11- Roitsch, T.; Bittner, M. and Godt, D.E. (1995): Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose analog and tissue-specific expression suggest a role in sink-source regulation. Plant Physiol. 108: 285 -294 .
  - 12- Smeeckens, S. and Rook, F. (1997): Sugar sensing and sugar-mediated signal transduction in plants. Plant Physiol. 115: 7-13.
  - 13- Tang, G-Q.; Luscher, M. and Sturm, A. (1999): Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and sucrose partitioning. Plant Cell. 11: 177-189 .
  - 14- Werner, J. and Finkelstein, R. (1995): *Arabidopsis* mutants with reduced response to NaCl and osmotic stress. Physiol Plant. 93: 659-666 .
  - 15- Yang, Y-Y.; Nagatani, A.; Zhao, Y-J.; Kang, B-J.; Kendrick, R.E. and Kamiya, Y. (1995): Effects of gibberellins on seed germination of phytochrome-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana* . Plant Cell Physiol. 36: 1205-1211 .

- 16- Zhou, L.; Jang, J. and Sheen J. (1996): Glucose insensitive (gin mutants) define downstream pathways for sugar signaling in Arabidopsis development. Seventh International Conference on Arabidopsis, June, , Norwich, U.K .
- 17- Zhou, L.; Jang, J-C.; Jones, T.L. and Sheen J . (1998): Glucose and ethylene signal transduction crosstalk revealed by an Arabidopsis glucose-insensitive mutant. Proc Natl Acad Sci USA. 95: 10294-10299.
- 18- Himmelbach, A.; Iken, M. and Grill, E. (1998): Signaling of Absciscic Acid to Regulate Plant Growth. Philos. Trans R. Soc. Lond. B. Bio.,Sci. 353(1374): 1439-1444.
- 19- Busk, P.K. and Pages M. (1998): Regulation of Absciscic Acid-Induced Transcription. Plant Molecular Biology. 37(3): 425-435.
- 20- Sheen, J. (1998): Mutational Analysis of Protein Phosphatase 2C Involved in Absciscic Acid Signal Transduction in Higher Plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 95(3): 975-980.

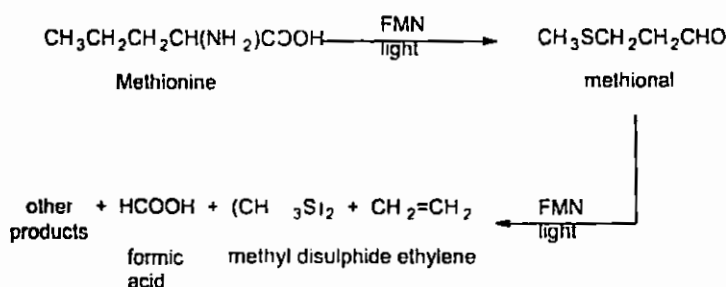
ثانيا : الأثيلين

Ethylene





## تخليق الإيثيلين فى النباتات :



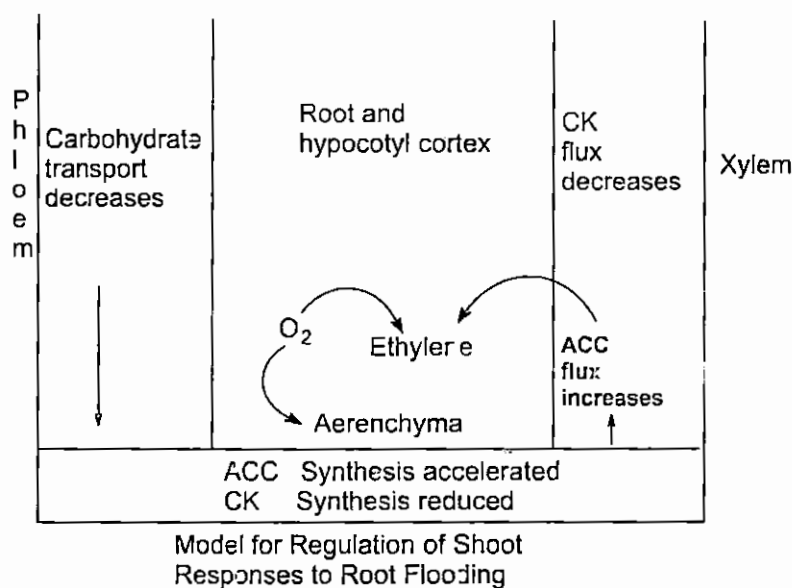
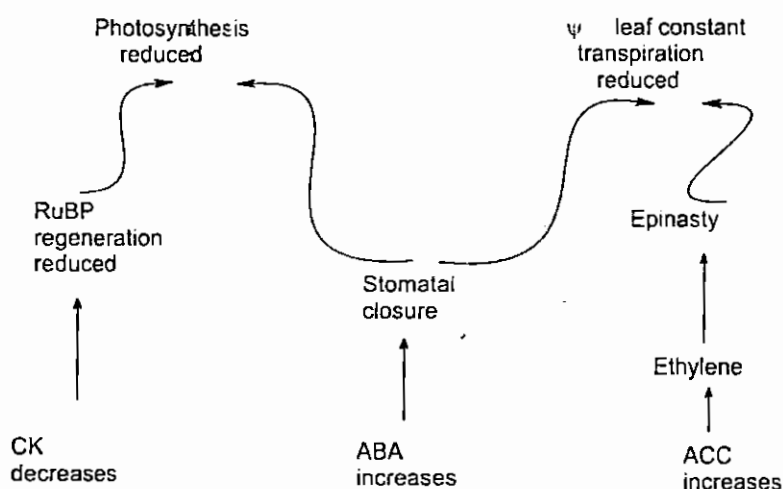
١- العديد من المركبات خاصة الحامض الأمي الميثونين يتم تحويله فى الأنسجة النباتية الى الأيثيلين . ويحتاج هذا التفاعل الى الضوء وخاصة Far-red كذلك الى المرافق الانزيمى flavin mononucleotide ولذلك إعتبر الميثونين هو المنشأ الرئيسى فى تكوين الأيثيلين .

٢- يتكون الأيثيلين فى النباتات تحت ظروف الاجهاد المائى الناتج عن الاغراق بالماء Flooding يؤدي الى وجود الجذر فى ظروف لاهوائية حيث كمية  $\text{O}_2$  غير كافية ، لذلك تنشط المرحلة التنفسية اللاهوائية Glycolysis ، يتطلب الجذر كمية عالية من المواد الكربوهيدراتية لهذا الغرض من الساق ولكن الانتقال خلال اللحاء يتناقص نتيجة التنفس اللاهوائى . يتكون فى الجذر مادة هى منشأ الإيثيلين وتعرف Acc (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid).

وهى تخلق فى الظروف اللاهوائية فقط فى الجذور المغمورة بالماء وتنتقل هذه المادة الى الساق الهوائى حيث تتحول الى الأيثيلين فى وجود الأوكسجين .

ويؤدى ذلك الى تكوين البرانشيمة الهوائية والتي تتسبب فى زيادة انتشار الأوكسجين الذى ينتقل الى الأجزاء المغمورة . وحينئذ تبدأ هذه الأجزاء فى تخليق الإيثيلين من ACC . والدليل على هذه الطريقة أن جذور الطماطم فى أحد التجارب التى كانت فيها هذه الجذور معرضة لظروف لاهوائية وهى مغمورة فى الماء لم تخلق إيثيلين الا بعد أن عرضت فترة للهواء الجوى .

## Leaves



(الشكل ٢١) يوضح استجابة ساق نبات الطماطم عند تعرض جذوره للغمر.

### بعض العلاقات الفسيولوجية لغاز الأثيلين :

أوضح Burg عام ١٩٦٢ أن الأثيلين يخلق طبيعياً في الأنسجة الخضرية والزهرية وكذلك في الثمار والبذور وهو بذلك منظم للنمو في جميع مراحل حياة النبات منذ بدء انبات البذور وحتى مرحلة الشيخوخة ، ومن أهم تأثيراته :

١- يؤثر الأثيلين على انبات البذور ونمو البادرات وقد افترض أن الأثيلين يساعد البادرات على تحمل الضغط الواقع عليها من حبيبات التربة أثناء انبات البادرات وذلك بزيادة سمكها وبالتالي زيادة قوتها الميكانيكية والتقليل من ضرر الاحتكاك بحبيبات التربة .

٢- يؤثر الأثيلين على فترات السكون في البذور واندروانات والابصال والبراعم فقد وجد ان للأثيلين تأثيراً على نمو براعم درنات البطاطس وتشير أبحاث كثيرة الى أن الأثيلين يزيد من نمو براعم كثيرة من الكرومات و الابصال والجذور والعقل الخشبية .

٣- يشجع بدء تكوين ونمو الجذور والشعيرات الجذرية ولكن يقلل من استطالتها وكذلك استطالة السيقان مع تشجيعه للزيادة في نموها الجانبى .

٤- هناك أيضا العديد من الأدلة التى تشير الى أن له دوراً منظماً فى استجابة السيقان والجذور للجاذبية الأرضية (الانتحاء الارضى) والانتحاء الضوئى للسيقان وعلى السيادة القمية .

٥- تشير الأبحاث على أن هناك علاقة قوية بين بدء التساقط الصيفى والزيادة فى كمية الأثيلين فى الأنسجة .

٦- اذا نظرنا الى مرحلة الازهار فنجد ان للأثيلين دور هرومونى هام فقد شجع أزهار الأناناس و الكريزانتيم وتكوين ثمار القطن وقد وجد انه يشجع على بدء تكوين البراعم الزهرية فى ابصال الأيرس وزيادة عدد الأزهار المؤنثة فى

القرعيات وهو ما يعرف Sex expression وقد وجد أن الأثيلين يساعد على انبات حبوب اللقاح ونمو أنابيب اللقاح .

٧- أما عن علاقة الأثيلين بنضج الثمار فقد حددت تلك العلاقة من ملاحظتين أولهما أن النضج الطبيعي للثمار يكرن مصحوبا بزيادة كمية الأثيلين المنتجة وثانيهما أن معاملة بعض الثمار بالأثيلين تؤدي إلى التكبير في بدء عملية النضج والأسراع منها وقد أثبتت الأبحاث الحديثة أنه تحت الظروف الطبيعية يتركز تركيز فسيولوجي داخل الأنسجة كاف لبدء نضج الموز والكتنالوب وكيزان العسل والطماطم واللقاح والأفوكادو والكمثرى وغيرها وفي دراسات عديدة وجد ارتباط قوى بين ارتباط حدوث قمة إنتاج الأثيلين وبين وصول معدل التنفس إلى القمة وعلى المستوى الخلوي والبيوكيميائي فلقد وجد أن الأثيلين يشجع على زيادة حجم الخلايا في الاتجاه الأفقي ويؤثر على معدل انقسام الخلايا فهو يمنع النمو الطولي ويزيد من سمك الأجزاء النامية للبساطس وتفسر هذه الاستجابة على أن الأثيلين يعدل من طبيعة وخواص جدر الخلايا واتجاه الألياف السليولوزية والبكتينية في جدر الخلايا مما يجعلها أكثر مرونة مثل انزيم السليوليز كما فسر تأثير الأثيلين على زيادة معدل التنفس في الخلية على أساس تنشيطه لتخليق بعض الأنزيمات وحديثا وجد أن لهذا الغاز علاقة مباشرة بجهاز تخليق البروتين حيويا مؤثرا على معدل تخليق البروتين ونوعيته عن طريق تحكمه في تخليق RNA وإنتاج الأنزيمات.

### العلاقة بين الأثيلين واستجابة الأنسجة النباتية للأوكسينات :

اقترح بعض الباحثين أن استجابة الأنسجة النباتية لبعض الأوكسينات هي في الواقع استجابة للأثيلين حيث وجد أن كميته المنتجة من الأنسجة المعاملة بالأوكسين تزيد زيادة كبيرة وأن الكثير من الاستجابات الفسيولوجية ولحده إذا عوملت بالأثيلين أو الأوكسين فمثلا وجد أن معاملة نبات القطن بالأوكسين أدت إلى زيادة إنتاج الأثيلين وإلى حدوث انحناء في عنق الأوراق ، كذلك المعاملة بالأوكسين تسبب في زيادة إنتاج



الأثيلين واسقاط أوراق الفاصوليا وفي دراسة أخرى اقترح أيضا ان تأثير الأوكسين المنشط لازهار نبات الأناناس يرجع لزيادة انتاج الأثيلين بعد معاملتها بالأوكسين.

كما فسر العديد من الملاحظات الفسيولوجية على أساس استجابة النباتات للأوكسين هي في الواقع علاقة غير مباشرة عن طريق زيادة انتاج الأثيلين من هذه الأنسجة وهناك أدلة تشير الى صحة هذه النظرية في بعض الاستجابات مثل نمو الجذور الثنوية و السيادة القمية . هذا ويجب التنويه الى أن اتجاها حديثا يشير الى وجود اختلافات عديدة في بعض الاستجابات الفسيولوجية والكيميائية بين الهرمونين وأنه لا يجب تفسير جميع تأثيرات الأوكسين على انها تتم من خلال زيادة انتاج الأثيلين.

#### الاثيلين و تطبيقاته :

الى عهد قريب اقتصر استعمال الأثيلين من الناحية التطبيقية كمعاملة ما بعد القطف الثمار Post harvest treatment للتحكم في انضاج وتلوين الثمار مثل الموز والطماطم والكنتالوب والموالح وغيرها ولم يحاول أحد استخدام الأثيلين كمعاملة قبل القطف او في الحقل وذلك لصعوبة معاملة الأشجار و النباتات بالغاز الا أن هذه الصعوبة قد ذلت عن طريق ايجاد بعض المواد الكيميائية والتي عند رشها على النبات تحلل لكي تعطى غاز الأثيلين داخل أنسجة النبات نفسة واهم هذه المركبات هي الايثفون Ethephon والذي عرف أيضا باسم الأثيريل Etherl وتركيبه ٢ Choroethyl phosphonic acid والذي من خواصه أنه في محلول ثابت في الوسط الحمضي آسه الأيدروجين ٤ وعند تعرضه الى وسط اقل حموضة (مثل ما هو موجود داخل الخلايا والتي يتراوح pH بها بين ٦.٥ الى ٦.٨ يتحلل الى غاز الأثيلين وأيون الفسفور والكلور.

لذلك أستعمل الأثيريل على الكثير من النباتات البستانية بغرض الأسراع من التزهير وتغيير نسبة الأزهار المونثة الى المذكرة و التحكم في النمو الخضري لزيادة

التفرع الجانبي وتنشيط النمو الخضري أو تشجيع تكوين الريزومات ولاغراض مقاومة الحشائش وكسر دور الراحة فى بعض البزاعم و الأبدال والكورمات والتحكم فى تساقط الأوراق وخف الأزهار والثمار وتسهيل جمع بعض المحاصيل مثل القطن وثمار الفاكهة والتحكم فى انضاج الثمار وأخيرا زيادة محصول المطاط فى أشجار المطاط .

### كيفية عمل الهرمونات النباتية :

لمحاولة فهم الطبيعة التنظيمية للهرمونات النباتية، هناك ثلاث اتجاهات بحثية وهى دراسة التركيب الجزيئى للهرمونات بقصد التعرف على المتطلبات والخواص اللازمة لأى جزيء لكى يظهر نشاطا انزيميا ، ثم دراسة خواص جدر الخلايا وتأثيرها بالهرمونات وأخيرا دراسة التغيرات البيوكيميائية التى تحدث بعد بدء تأثير الهرمون .

أولا : التركيب الجزيئى وعلاقته بالنشاط الحيوى للهرمونات النباتية :

#### أ- الأوكسينات Auxins :

بعد اكتشاف أن الأندول حمض الخليك IAA هو الأوكسين الطبيعى فى النبات اكتشفت عدة مركبات مشابهة من الناحية الكيميائية لها نفس التأثير الحيوى مثل اندول  $^{-3}$  حمض البيروفيك ، اندول  $^{-3}$  حمض البروبيونيك ، واندول  $^{-3}$  حمض البيوتريك ثم تم اكتشاف بعض المركبات التى لها نفس تأثير اندول  $^{-3}$  حمض الخليك الحيوى ولكنها تختلف عنه كميانيا وأهمها مشتقات حمض فينوكسى الخليك مثل D- $^{-2,4}$  و T و  $^{-2,4,5}$  ولها جميعا قيمتها الفعالة كمبيدات حشائش اختيارية .

وفى أواخر الثلاثينات أمكن وصف اامتطلبات الجزيئية المطلوب توافرها فى مركب يعينه لكى يظهر تأثيرا مشابها للأوكسينات وحصرت فى التالى :

ان يكون :

١ - للمركب تركيب حلقى .

- ٢- يوجد بالحلقة على الأقل رابطة زوجية غير مشبعة .
- ٣- يرتبط بالحلقة سلسلة جانبية تنتهي بمجموعة كربوكسيل أو بها مجموعة  
يسهل تحويلها الى مجموعة كربوكسيل .
- ٤- ضرورة وجود ذرة كربون واحدة على الأقل بين الحلقة ومجموعة  
الكربوكسيل .
- ٥- يجب ان يكون له ترتيب بنائي محدد بين السلسلة الجانبية والحلقة يسمح له  
باجراء التفاعل .
- ولقد ثبت أن هذه المتطلبات لم تتوافر لمركبات أخرى لها نفس تأثير الأوكسينات  
رغم اختلافها من ناحية التركيب الجزيئي مثل بعض مشتقات حمض البنزويك  
وايثوكربامات مثل ٦-٢ ثنائي كلورو حمض البنزويك والكربوكسي ميثيل نراي  
كايامات . وعليه أفترض أنه لكي يكون لجزيء ما نشاط أوكسيني يجب أن تتوزع  
الشجرة الألكتروستاتيكية عليه توزيعا خاصا والتي تؤهله للتوافق استاتيكية مع الجزيء  
المستقبل بالخلية وبهذا يمكن القول أن الدراسة المكثفة الموجهة لربط العلاقة بين  
التركيب الجزيئي والنشاط الحيوي للأوكسينات لم تصل بنا حتى الآن لفهم وتفسير  
عمل الهرمونات على المستوى الخلوي .

### ب - الجبرللينات Gibberellins :

ثبت أن جميع المركبات العضوية التي لها نفس التأثير الحيوى للجبرللينات تحتوى على هيكل كربونى ثابت ومميز ويعرف بالجيبين وقد أمكن اكتشاف بعض مركبات لها نشاط مماثل لنشاط الجبرللينات ولكن بدرجة أقل رغم وجود اختلافات فى تركيبها مثل Helminthosporal وقد ثبت أن لهذا المركب القدرة على التحول انزيميا الى الجبرللين فى الأنسجة النباتية . وقد اثبت أن الجبرللين كما فى حالة الأوكسين يرتبط بالجزء المستقبل ارتباطا طبيعيا وليس بروابط كيميائية .

### ج - السيتوكينينات Cytokinins :

اتضح من الدراسات أن التركيب الجزيئى لجميع السيتوكينينات الطبيعية يحتوى على (أمينوبورين ، الأدينين) ولقد وجد أن كثير من مشتقات الأدينين تماثل السيتوكينين الطبيعى فى تأثيره الحيوى والفسيولوجى والمورفولوجى على الأنسجة النباتية ولقد أثبتت التجارب أيضا أن السيتوكينينات ترتبط ارتباطا طبيعيا وليس كيميائيا مع الجزء المستقبل بالخلايا لكى يظهر أثره الحيوى مماثلا فى ذلك للأوكسينات والجبرللينات .

### د - حمض الأبسيسيك Absciscic acid :

من الدراسات لم تتضح خطوط واضحة لمعرفة المتطلبات التركيبية فى الجزيئات المشابهة كيميائيا لحمض الأبسيسيك ولكن حتى الآن وجدت صيغتين لحمض الأبسيسيك أحدهما المضاهى والآخر المخالف ( 2 trans ABA , 2cis ABA ) وثبت أن للأول نشاط حيوى أقوى من لثانى مما يعنى أن هناك متطلبات تركيبية معينة لكى يتم لها الارتباط مع الجزء المستقبل بالخلية لأظهار النشاط الهرمونى .

## هـ- الأثيلين Ethylene :

أدت الأبحاث المحدودة التي درست علاقة التكوين الجزيئي لغاز الأثيلين ( $CH_2$ ) وعلاقة هذا التركيب بنشاطه الحيوي على أن مجموعة ( $CH_2 =$ ) في نهاية السلسلة الهيدروكربونية والمرتبطة بها رابطة زوجية تعتبر أساسية للنشاط الهرموني وهناك العديد من المركبات المشابهة للأثيلين تتركب من سلسلة هيدروكربونية بها العديد من الروابط الزوجية غير المشبعة ووجد أن لهذه المركبات نشاطا حيويا يماثل الأثيلين إلا أنه بزيادة عدد ذرات الكربون يقل التأثير الحيوي فمثلا يزيد نشاط الأثيلين عدة مرات عن البروبلين . وما زال الغموض يحيط بالعلاقة الجزيئية بين جزيئي الأثيلين والجزيء المستقبل بالخلية .

## ثانياً : خواص جدر الخلايا وتأثير الهرمونات على زيادة حجم الخلايا :

من المعروف أن تمدد جدر الخلايا كنتيجة لخواصه الطبيعية والتي تحدد قوة ضغط الجدار عليها وهناك نوعين من التمدد الجدار خلوي أولها هو التمدد المطاطي Elastic extension الرجعي وهذا النوع لا يعتبر تمعددا أو نموا حقيقيا أما النوع الثاني فهو التمدد البلاستيكي Plastic extension وهو الغير رجعي Irreversible وهو نموا حقيقيا ولما كانت الأوكسينات والجبرلينات والأثيلين تسبب جميعها زيادة في حجم الخلايا فإن ذلك يعنى أنها تؤثر بطريقة مباشرة أو غير مباشرة على خواص الجدار وقد ثبت هذا تجريبيا كما أتضح أن لكل هرمون طريقته الخاصة في التأثير على استطالة الخلايا .

## أ- الأوكسينات Auxins :

أثبتت التجارب أن الأوكسين تسبب التمدد المطاطي والبلاستيكي لذلك أفترض أن الأثر الأول للأوكسين هو التأثير على طبيعة الجدار الخلوية لكن نظرا لأن هناك تأثيرات مميزة للأوكسين لا يتضمن حجم الخلايا مثل تشجيعه لأنقسام الخلايا وتشجيع

نمو الجذور .. الخ ولهذا أجمع الباحثون على أن تأثير الأوكسينات على جدر الخلايا هو في الواقع تأثير ثانوى نتيجة لتغيرات تمثيلية وقعت مسبقاً في السيتوبلازم تحت تأثير الأوكسين .

#### ب - الجبرلينات Gibberellins :

تعتبر الوسيلة التى يؤثر بها الجبرلين على جدر الخلايا مذبذبة عن حالة الأوكسين فالجبرلين يزيد من حجم الخلايا دون أن يؤثر على صلابة الجدر الخلوية فهو يؤدى الى زيادة حجم الخلايا ونسبة تدفق الماء الى الخلايا نفسها عن طريق زيادة تركيز المواد الذائبة الرافعة للضغط الأسموزى ويعرض هذا لرأى أن الجبرلين يشجع نشاط انزيم الفا اميليز الذى يحول النشا عن الصور غير الذائبة أى غير النشطة اسموزيا الى صورة ذائبة نشطة اسموزيا .

#### ج - الأثيلين Ethylene :

الأثيلين يزيد من التمدد الجانبى للخلايا ويرجع هذا الى تغير فى طبيعة جدر الخلايا وخواص ألياف السليلوز بها وهنا أيضاً وجد أن تأثيره يرجع الى ازدياد معدل نشاط بعض الأنزيمات المحللة مثل السليوليز .

#### د - الكينينات وحمض الأيسيسيك :

لم تظهر الأبحاث أى أثر ثابت وواضح لكل من الكينتين وحمض الأيسيسيك على حجم الخلايا وبالتالي فإنه يفترض حالياً أنه ليس لهذين الهرمونين أثر مباشر على طبيعة الجدر .

مراجع مختارة :

- 1- Asai, T.; Stone, J.M.; Heard, J.E.; Kovtun, Y.; Yorgey, P.; Sheen, J. and Ausubel, F.M.( 2000): Fumonisin B1-induced cell death in *Arabidopsis* protoplasts requires jasmonate-, ethylene-, and salicylate-dependent signaling pathways. *Plant Cell*. 12: 1823-1836.
- 2- Barry, C.S.; Fox, E.A.; Yen, H.; Lee, S.; Ying, T.; Grierson, D. and Giovannoni, J.J. (2001): Analysis of the ethylene response in the epinastic mutant of tomato. *Plant Physiol*. 127: 58-66.
- 3- Barry, C.S.; Llop-Tous, M.I. and Grierson, D. (2000): The regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene expression during the transition from system-1 to system-2 ethylene synthesis in tomato. *Plant Physiol*. 123: 979-986.
- 4- Beaudoin, N.; Serizet, C.; Gosti, F. and Giraudat, J. (2000): Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell*. 12: 1103-1115.
- 5- Bent, A.F.; Innes, R.W.; Ecker, J.R. and Staskawicz, B.J.. (1992): Disease development in ethylene-insensitive *Arabidopsis thaliana* infected with virulent and avirulent *Pseudomonas* and *Xanthomonas* pathogens. *Mol. Plant-Microbe Interact*. 5: 372-378.
- 6- Berrocal-Lobo, M.; Molina, A. and Solano, R. (2002): Constitutive expression of ethylene-RESPONSE-factor1 in *Arabidopsis* confers resistance to several necrotrophic fungi. *Plant J*. 29: 23-32.
- 7- Bleecker, A.B.; Estelle, M.A.; Somerville, C. and Kende, H. (1988): Insensitivity to ethylene conferred by a dominant mutation in *Arabidopsis thaliana*. *Science*. 241: 1086-1089.
- 8- Bleecker, A.B. and Kende, H. (2000): Ethylene: A gaseous signal molecule in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol*. 16: 1-18.

- 9- Brader, G., Tas, E. and Palva, E.T.( 2001): Jasmonate-dependent induction of indole glucosinolates in Arabidopsis by culture filtrates of the nonspecific pathogen *Erwinia carotovora*. *Plant Physiol.* 126, 849–860.
- 10- Gális, I.; Kakiuchi, Y.; Simek, P. and Wabiko H. (2004): *Agrobacterium tumefaciens* AK-6b gene modulates phenolic compound metabolism in tobacco. *Phytochemistry.* 65: 169-179.
- 11- Kempf, V.A.J.; Hitziger, N.; Riess, T. and Autenrieth, I. B (2002) Do plant and human pathogens have a common pathogenicity strategy. *Trends Microbiol.* 10: 269—275.
- 12- Sachs, T. (1991): Callus and tumor development. In, *Pattern Formation in Plant Tissues*, by T. Sachs. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 38-55.
- 13- Schurr, U., Schuberth, B., Aloni, R., Pradel, K. S., Schmudt, D., Jähne, B., and Ullrich, C. I. (1996): Structural and functional evidence for xylem-mediated water transport and high transpiration in *Agrobacterium tumefaciens*-induced tumors of *Ricinus communis*. *Bot. Acta.* 109: 405-411.
- 14- Veselov, D.; Langhans, M.; Hartung, W.; Aloni, R.; Feussner, I.; Götz, C.; Veselova, S.; Schlomski, S.; Dickler C.; Bächmann, K. and Ullrich, C. I. (2003): Development of *Agrobacterium tumefaciens* C58-induced plant tumors and impact on host shoots are controlled by a cascade of jasmonic acid, auxin, cytokinin, ethylene, and abscisic acid. *Planta* . 216: 512-522.
- 15- Wächter, R.; Fischer, K.; Gäbler, R.; Kühnemann, F.; Urban, W.; Bögemann, G. M.; Voeselek, L. A. C. J.; Blom, C. W. P. M. and Ullrich, C. (1999): Ethylene production and ACC-accumulation in *Agrobacterium tumefaciens*-induced plant tumours and their impact on tumour and host stem structure and function. *Plant Cell Environ.* 22: 1263-1273.



- 16- Wächter, R.; Langhans, M.; Aloni, R.; Götz, S.; Weilmünster, A.; Koops, A.; Temguia, L.; Mistrik, I.; Pavlovkin, J.; Rasche, U.; Schwalm, K.; Koch, K. E. and Ullrich, C. I. (2003): Vascularization, high-volume solution flow, and localized roles for enzymes of sucrose metabolism during tumorigenesis by *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Physiol.* 133: 1024 —1037.



الفصل العاشر

حركة النبات

*Plant Movement*



## مقدمة :

إن حركة النبات كثيرا ما يهملها الفسيولوجيون نظرا لبطنها غير أن ما ظهر من تقنيات حديثة فى التصوير وكاميرات الفيديو الرقمية الحديثة التى تلتقط صورة كل عدة ثوان وتسجلها داخل الكاميرا ليتم نقلها للكمبيوتر ليتم عرضها بالسرعات التى تظهر حركة النبات بشكل جيد للوقوف على حركة الأعضاء النباتية بدقة وإظهار واقعية الحركات الذاتية للأوراق والسوق . وبذلك الطريقة أمكن ملاحظة أن أوراق الدخان تبدو وكأنها ترتفع وتتخفض وكأنها أجنحة طير أثناء الطيران ، كما يمكن رؤية الساق وهى تتحرك حركات حلزونية منتظمة ، كما يمكن إظهار الحركات التى تحدث أثناء تفتح البراعم سواء كانت براعم ورقية أو الزهرية . كذلك اهتم الفسيولوجيون بدراسة إيقاع النبات الداخلى والبحث عن كيفية تنفيذ النبات لبرنامج فى التطوير وإحساسه بالليل والنهار وقياسه درجة الحرارة وأوضاع النبات عن مجاورته لأخرى وشن حربة للدفاع عن نفسه إذا تعرض لهجوم بكتيري أو فيروسى أو أصابته حشرة أو حتى إذا وقع تحت وطأة الإجهاد البيئي من حر أو برد أو تعرض للملوحة أو الجفاف ... الخ .

## حركات النمو :

هى التغيرات فى وضع الأعضاء نتيجة زيادة حجم الخلايا وزيادة أعدادها وانحنائها ويحدث الانحناء نتيجة زيادة عدد وحجم الخلايا الغير متساوى فى الأجزاء التى تحدث لها النمو والانحناء ، فالحركة الانتحاءية هى الحركات التى تحدث بتأثير العوامل البيئية مثل الانحناء للضوء الساقط على السوق والجذور (الانتحاء الضوئى) والانتحاء بتأثير الجاذبية الأرضية (الانتحاء الأرضى) أو اتخاذ أوضاع حركية بتأثير اختلافات المحتوى المائى للتربة (الانتحاء المائى) والانتحاء نتيجة التلامس الفيزيائى أو التلامس الكيميائى (الانتحاء التلامسى) أو الانتحاء الكيميائى . وتعتبر الحركة موجبة حينما ينحنى العضو فى اتجاه المؤثر وسالبة حينما ينحنى العضو فى الاتجاه المضاد .

### الحركات الانتحائية:

هى الحركة التى تحدث فى العضو نتيجة تساوى العامل المؤثر على العضو من جميع الاتجاهات بالتساوى ، فحركة الأوراق الحديثة أثناء النمو وحركة حراشيف البراعم وبتلات الأزهار عند التفتح أمثلة للحركات الانتحائية وتنتج من نمو السطح السفلي للعضو أسرع من السطح العلوى مما يجعلها تنحنى الى أعلا مثلا لتغليف قمة الساق أو حدوث زيادة النمو فى السطح العلوى اكبر فيحدث تفتح البراعم ، أما قمة الساق فتتمو حلزونيا رغم أن ظاهر الأمر إنها تنمو رأسيا وينتج التثني من عدم تساوى معدلات النمو فى الأجزاء الرأسية المختلفة حول محور الساق بعض الحركات الانتحائية تحفزها عوامل بيئية كالحرارة والضوء فتتهلل الأوراق لسيلا فى بعض الأنواع وتتعدل أوضاعها فى أثناء النهار وهذه الحركات عادة تكون مرتبطة بتوزيع الاوكسينات فى الأنسجة المتأثرة .

### حركات الامتلاء:

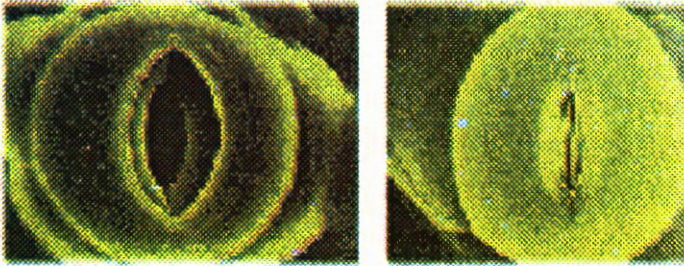
وهى التى تنتج نتيجة التغيرات والتغيرات العكسية فى امتلاء الخلايا بالماء وعادة تكون الأعضاء المتأثرة بتلك الحركات الامتلائية ذات خلايا رقيقة الجدر تسمى أعضاء الحركة أو الوسائد مثل حركة النوم للنبات ميموزا بوديكا ، وكذلك فتح وغلق الثغور وحركة الأوراق الناتجة عن الذبول والشفاء منه ، وعادة تحدث حركات الامتلاء التى تؤدى الى التفاف الأوراق من وجود خلايا كبيرة فى الحجم تسمى الخلايا البالونية توجد على السطح العلوي للورقة عند قاعدتي أخدودين فى محاذاة العرق الوسطى .

فعندما يكون الامتلاء كبيرا تكون الاوراق منبسطة وعندما يكون ينخفض ضغط الامتلاء ترتخى جدر تلك الخلايا البالونية فتتطبق الورقة ( كما فى نبات حشيشة الرمال ) وعندما تعيد الخلايا المرتخية امتلائها تتبسط الورقة مرة اخرى ، وتستغرق الاوراق ما بين ٨ - ٢٠ دقيقة لاعادة امتلائها وبالتالي انبساطها .

أما عن الآليات التي تفسر الحركة الامتلائية فكلها ترجع الى إفراز مواد ذات نشاط اسموزي عالي يسمح بدخول الماء أو خروجه الى المسافات البينية من خلال الأغشية السيتوبلازمية وهي تغيرات عكسية بعضها بيوكيميائي والبعض الآخر فيزيائي مثل التعرض للغازات والصدمة الكهربائية والارتجاج والانتقال من الضوء الى الظلام والعكس.



وسوف يتم مناقشة العوامل المؤثرة على الحركة الامتلائية عند التحدث عن حركة الماء والية حركة الثغور.



يسبب ضغط الامتلاء بالزيادة أو بالنقص الى انتفاخ الخلايا الحارسة الموجودة على حافتي الثغر أو الى ارتخائها فينتج عن ذلك حركة فتح وغلق الثغر.

كما تظهر حركة الامتلاء عند انتصاب الأوراق أو الورقات بعد رى النباتات وعند ارتخاء الأوراق وتهديلها عند جفاف التربة وكذلك تظهر تلك الحركة على الأوراق بوضوح فى الصباح الباكر حيث تكون الخلايا فى تمام الاختلاف ثم يقل الضغط الجدارى فترتخى الخلايا لخروج الماء الى المسافات البينية خاصة فى الخلايا السفلية لاعناق الأوراق فينتج عن ذلك حركة الارتخاء كما هو موضح بالصورة .

توضح الصورة حركة الامتلاء فى الخلايا العلوية والسفلية المحيطة بعنق الورقة فعند تساوى ضغط الامتلاء فى كل الخلايا ينتج عن ذلك انتصاب الأوراق وانبساطها وعند فقد انتفاخ الخلايا السفلية اكثر من الخلايا العلوية ينتج عن ذلك الارتخاء فمن المعروف أن تغير الامتلاء فى خلايا الأعناق هو الذى يسبب حركات الأوراق التى تتبع مسار الشمس أثناء النهار .

#### حركات التميؤ :

وهى الحركة التى تحدث فى الأنسجة الغير حية من النبات نتيجة تميؤ أو جفاف جدر الخلية وهى التى تسبب انشقاق القرنيات وتفتح الثمار العلبية والحركات السريعة للحوافظ الجرثومية الناضجة فى السراخس .

#### الانتحاء الضوئى :

ينتج الانتحاء الضوئى نتيجة التعرض للإضاءة الغير متساوية على جانبي العضو النباتي وعادة تتحنى السوق فى اتجاه الضوء الأقوى كما أن الأوراق تتخذ وضعاً معيناً بالنسبة لمصدر الضوء وكثيراً ما تتخذ أوراق بعض النباتات مثل الخس أوضاعاً بحيث تواجه أنصالتها الشرق والغرب حتى لا تواجه أنصال الأوراق الشدة الكاملة لشمس الظهيرة سوى حواف الأوراق فتعرف عندئذ تلك النباتات بنباتات البوصلة ، تلك الحركات التى تضع الأوراق والسوق فى مواضع معينة بالنسبة للضوء ترجع لأختلاف فى معدلات النمو فى الأجزاء المضاءة عن الأجزاء المظلمة فى السوق والأعضاء .

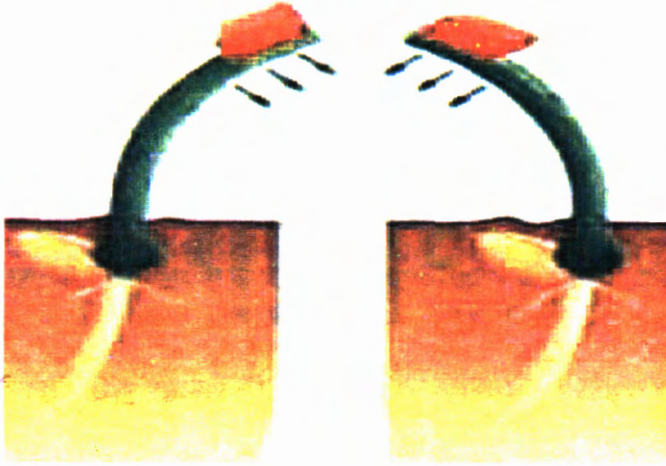


فقد أشارت تلك التجارب إن قمم الغلاف الورقى للشوفان تمد البادرة بالأوكسين ونتيجة توزيعه الغير متساوى نتيجة تعرض الجزء المقابل للضوء والذي يؤثر سلبيا على الأوكسين حيث يودى الى أكسدته ضوئيا فيقل تركيزه فى الجزء المقابل للضوء مقارنة بالجزء المظلل أو البعيد عن الضوء . وهناك رأى آخر يرى أن للضوء تأثير على هجرة الأوكسين من الجانب المعرض للضوء الى الجانب المظلل ونظرا لأرتفاع تركيزات الاوكسينات فى الجزء الغير مقابل للضوء .



وقد عرفت آلية حركات الانحناء الضوئى من دراسة سلوك الغلاف الورقى لنبات الشوفان وذلك لحساسية وبساطة تركيبة فقد عرف أن المنطقة التى تتأثر بالضوء اذا عرض من جانب واحد هى المنطقة التالية للقمة النامية لبادرات الشوفان بدليل عند ازالة القمة فان الانحناء يكون قليلا ولكن عند وضع القمة او قطعة من الجلاتين محتوية على الاوكسين سببت الانحناء بشدة .

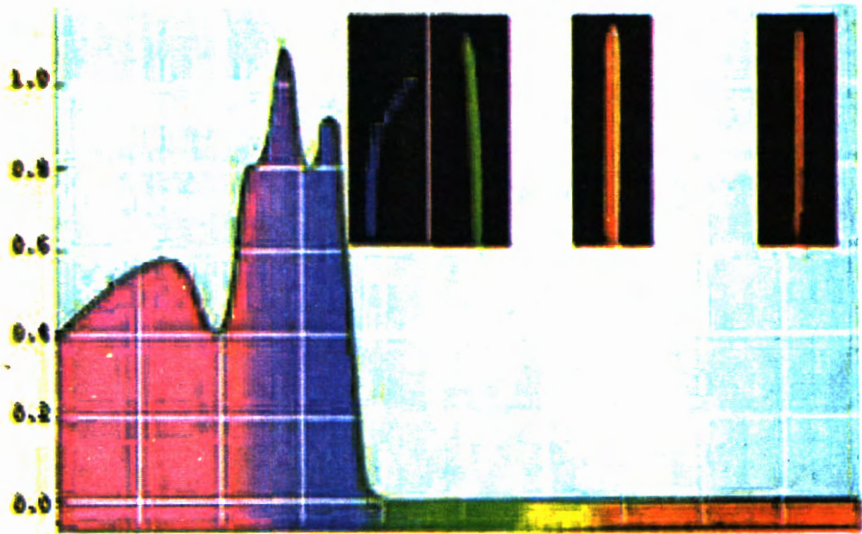
فيحدث استطالة لتلك الخلايا بمعدل أعلى من الخلايا المقابلة للضوء والأقل تركيزا للأوكسين مما يسبب انحنائها ناحية الضوء .



وعلى ما يبدو انه ليس لزيادة تركيز الأوكسين في الجانب المظلل سببا في زيادة الاستطالة في الخلايا وبالتالي الانحناء ولكن ينتج الانحناء نتيجة نقص استطالة الجانب المضى لنقص الاكسين به وهو ما أثبتته القياسات الفوتوغرافية .

وجد أن ليست جميع الأطوال الموجية للطيف المرئي متساوية التأثير في إحداث الانحناء الضوئي فالموجات الأقصر هي الأكبر تأثيرا كما نجدها في الصورة التالية فيتأثر النبات بالأطوال الموجية الزرقاء والبنفسجية أكثر من غيرها ولا يتأثر بالموجات الطويلة لألوان الطيف الأحمر والبرتقالي والأخضر وهناك صبغة ما في الأنسجة الحساسة تمتص هذه الموجات وهي غالبا صبغة الببتا كاروتين ومن الممكن تكون الصبغة المستقبلية للإحساس بالضوء إحدى صبغات الريبوفلافين الذي يقترب طيف امتصاصه من الطيف الخاص بالببتا كاروتين .

ولقد أثبتت التجارب أن هناك حدا من شدة الإضاءة لكي يستجيب النبات للانحناء الضوئي فبمجرد تعرض النبات للقيمة الدنيا من شدة الإضاءة لبادرات الشوفان فأنها تتنحى ناحية مصدر الضوء وتكون درجة الانحناء متناسبة مع مقدار الإضاءة وذلك في حدود مجال ضيق من شدة الإضاءة ، غير أنه إذا زادت كمية



الضوء على ذلك فإن هذه العلاقة تتغير فنقل درجة الانحناء الى أن يحدث انحناء سالب ، وإذا زادت شدة الإضاءة أكثر تبدأ موجة أخرى من الانحناء .

جدول يوضح اختلاف نسب توزيع الأوكسين في كل من جانبي بادرات الشوفان نتيجة تعرضها للضوء من جانب واحد وتأثرها بالانحناء تبعاً لشدة الإضاءة:

النسبة المئوية لتوزيع الأوكسين		درجة الانحناء	كمية الإضاءة شمعة / م / ثانية
الجانب المظلل	الجانب المضيء		
٥٠.١	٤٩.٩	صفر	صفر
٥٩	٤١	°١٠+	٢٠
٧٤	٢٦	++	١٠٠
٦٨	٣٢	°٤٨++	١٠٠٠
٥١	٤٩	صفر	١٠٠٠٠



### الانتحاء الأرضي :

إذا وضع نبات نامى فى أصيص فى وضع أفقي بضعة أيام فأن السوق تبدأ فى الانتحاء الى أعلى بعيدا عن الجاذبية الأرضية أما قمم الجذور الابتدائية تتغير وضعها فى الاتجاه المضاد أي الى مركز الأرض .



ويمكن مشاهدة سلوك الجذور بسهولة اكبر فى البذور النابتة وتفشل الجذور فى الانتحاء إذا ثبتت البذور على حافة عجلة تدور فى مستوى أفقي لإلغاء قوة الجاذبية الأرضية . يسمى اتجاه الجذور الى مركز الأرض بالانتحاء الموجب Positive Geotropism وإذا كان عكس ذلك سمي الانتحاء الأرضي السلبي Negative Geotropism أما اذا كان نمو الجذور مائلا دون تعامدها على الجاذبية فتعرف بالانتحاء الأرضي المائل Plagiogeotropic كما فى الجذور الثانوية أما إذا كانت نامية أفقيا عرفت بالانتحاء الأفقي . Diageotropic .



ويبدو أن الجاذبية الأرضية تشبه الضوء في تأثيرها على توزيع الأوكسين فيحدث الانتحاء الى أعلى بتأثير الجاذبية الأرضية إنما ينتج من زيادة تركيزات الهرمون على الجانب السفلى للغلاف الورقي الأفقي الوضع . ويختفى هذا التأثير بعد ٤٠ دقيقة فقط ، اما عن تأثير الضوء على توزيع الأوكسين فإنه يزول المؤثر بعد ٦ ساعات ( بعد استبعاد الضوء ) .

#### الانتحاء التلامسي :

هي حركات النمو التي تؤديها النباتات نتيجة ملامستها للأجسام بتأثيرات الانتحاء التلامسي مثل حركة نمو المحاليق و هي أعضاء رفيعة أسطوانية تمثل سوقا و وريقات متحورة مثل ما توجد في العنب و البازلاء حيث تنتشي قمم المحاليق الحديثة نتيجة اختلاف معدلات النمو في الجانب الملامس للجسم الصلب عن الجزء المقابل والذي ينمو بمعدل أعلى مما يؤدي الي التفاف المحلاق حول الدعامة و نتيجة سرعة الالتفاف يصعب تفسير الانحناء ويعتقد إن الأمر يتعلق بضغط الامتلاء ثم بعد الالتفاف يبدأ تغليظ الجذر وثبات شكل الخلايا بعد تكون الجذر الثانوية فيتحول المحلاق الي جسم دعامي متين .

#### الانتحاء المائي :

هو انتحاء قمم الجذور النامية الي الأماكن ذات المحتوى المائي العالي . فتظهر الجذور على أنها باحثة عن الماء وهي الخاصية التي يتبعها البستاني الماهر في تربية مجموع جذري قوى لنباتاته بأن يباعد في كل عدة ريات بين فترات الري أي يعرض الجذور الماصة لقليل من الجفاف مما يدفعها الي البحث عن الماء في طبقات التربة الأبعد والتي ما زالت محتفظة بالرطوبة الأرضية فوق مستوى الاستنزاف .

### الحركات في النباتات أكلة الحشرات :

وهي الحركات التي تستخدمها النباتات أكلة الحشرات في اقتناص الحشرات ففي نبات خناق الذباب (ديونيا موسكيببولا) ينطبقان سطحى الورقة كفكي فخ إذا لمست الشعيرات الزنارية (تشبه الزناد) الموجودة علي سطح الورق لمسا خفيفا وقد تستغرق عملية الإغلاق أقل من ثانية . و يرجع ذلك الي وجود توترات نتيجة اختلافات في نمو السطحين العلوي و السفلي لنصل الورق غير ان تحرر التوترات بشكل مفاجئ غير معروف علي وجه الدقة .



### مقاومة اللمس :

تتأثر النباتات باللمس وتختلف درجة الحساسية تبعا لنوع النبات فقد تكون الحساسية عالية في النبات صائد الحشرات حيث تصبح الاوراق بمثابة الفخاخ او قد يكون التوجيه في الزهرة هو الفخ . وفي حالة ملامسة الأمطار وهجمات الرياح المتكررة للأشجار نجد أن جانبيها غير متماثلين نتيجة تعرض هما للمس الهواء أو الماء فيؤدي التلامس الى تمدد الساق وتضخم نصف قطره ويصبح أكثر صلابه فى الجزء المعرض للمس .

ويمثل رد الفعل عند التلامس انبعاث موجات كهربية عبر الغشاء الخلوى وتتدفق أيونات داخلية وخارجية لتعديل سيولة ونفاذية الغشاء على غرار ما يحدث فى الخلايا العصبية فى الانسان فيزيد دخول أيونات الكالسيوم لداخل الخلايا وتنشط بعض الجينات ، فقد وجد خمس جينات تتأثر وتنشط عن تعرض النبات للريح او البرد او الاجهاد البيئى او الاصابة المرضية او الحشرية .

تسبب الظلمة أيضا إغلاقا للوريقات كما فى نبات الحميض ونبات المستحية وكذلك بعض الأزهار كزهرة شب الليل التى تنفتح قبل المغيب وبعدة ، وقد يشعر النبات بالدفع ولو لدرجة واحدة فتتفرج بتلاته كما فى التيوليب ، اما الزعفران فيتأثر بارتفاع درجة او دفء الجو وبدرجة قليلة للغاية تصل الى ٠.٢ درجة مئوية للغرض نفسه وقد وجد أن النباتات المتحملة للحرارة العالية تنتج بروتينات خاصة تسمى بروتينات الصدمة الحرارية لتحميها من التأثيرات السامة للحرارة العالية .

#### الحيل الدفاعية للنبات الحساس :

- عند تعرض الجذور للنترات تنتج جذورا جانبية عرضية .
- عند تعرض النبات للإصابة تقوم الخلايا بإرسال إشارات كهربائية بعيدة عن منطقة الهجوم لتحث الخلايا الأخرى على القيام بردود للأفعال على طول الخط الدفاعي .
- بعض النباتات عندما تهاجمها الحشرات تقوم بإفراز ابر على الأوراق لتقلل من شهية الحشرات المهاجمة .
- تنتج أشجار الزان مركبات مثبطة ضد الحشرات العسلية التى تغذى عليها .
- تدافع أشجار الصنوبر ضد الحشرات الحافرة للممرات داخل لحائها بإفراز الراتنج الصمغي المقاوم لانتشار الحشرات داخل الأنفاق .

\* تنتج بعض النباتات الفينول وقلويدات لمقاومة الغزاة .

\* عندما يتدفق لعاب ديدان الفراشات أكلة العشب تفرز بعض للنباتات روائح خاصة تجذب الزنابير المتطفلة على يرقات هذه الديدان المهاجمة فتمنعها من مهاجمتها .

كل ما سبق يدل على قدرة النبات على الإحساس والحركة والتفاعل مع البيئة المحيطة به فسبحان من قدر وهى ومنحها تلك التقنيات لليسر لها العيش فسبحان الله الخالق العظيم الذى احسن كل شئ خلقه فهو احسن الخالقين .



مراجع مختارة :

- 1- Brown, F. A. (1960 ): Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol. 25: 57-71.
- 2- Bruce, V. G. and BRUCE, N. C. (1978 ) : Diploids of clock mutants of *Chlamydomonas reinhardtii*. Genetics. 89: 225-233.
- 3- Buder, J. (1961): Der Geotropismus der Characeenrhizoide. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 74, (14)-(23).
- 4- Bunning, E. and Stern, K. (1930): Über die tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 48, 227-252 .
- 5- Bunning, E. (1932): Über die Erbllichkeit der Tagesperiodizität bei den *Phaseolus*-Blättern. J. wiss. Bot. 77: 282-320.
- 6- Bunning, E. and Tazawa, M. (1957) : Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. Planta (Berl.). 50: 107-121 .
- 7- Bunning, E. (1977) : Die Physiologische Uhr. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag .
- 8- Bunning, E. (1986) : Evolution der circadianen Rhythmik und ihrer Nutzung zur Tageslängenmessung. Naturwissenschaften. 73: 70-77.
- 9- Dubuy, H. G. and Nuernbergk, E. (1934) : Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Erg. Biol. 10: 207-322.
- 10- Detmer, W. (1909) : Das kleine physiologische Praktikum. Jena: G. Fischer.
- 11- Haberlandt, G. (1906) : Sinnesorgane im Pflanzenreich. Leipzig: Verlag von W. Engelmann.

- 12- Haberlandt, G.. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: W. Engelmann, 1924.
- 13- Haupt, W.(1977): Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Stuttgart: G. Thieme Verlag.
- 14- Hejnowicz, Z. and Sievers, A. (1981) : Regulation of the position of statoliths in *Chara* rhizoids. Protoplasma. 108: 117-137.
- 15- Leopold, C. A.(1955): Auxins and plant growth. Berkeley, Los Angeles: Univ. Calif. Press .
- 16- Lorcher, L.(1958): Die Wirkung verschiedener Lichtqualitäten auf die endogene Tagesrhythmik von *Phascolus*. Z. Bot. 46: 209-242 .
- 17- Outlaw, W. H.(1983) : Current concepts on the role of potassium in stomatal movements. Physiol. Plant. 59: 302-311.
- 18- Overbeck, F.(1926): Turgeszenz-Schleuderbewegungen zur Verbreitung von Samen und Früchten. Naturwissenschaften. 14: 969-976 .
- 19- Raschke, A. K.(1975): Stomatal action. Ann. Rev. Plant Physiol. 26: 309-340.
- 20- Sachs, J.(1887): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- 21- Schweiger, H. G.(1982): Interrelationship between chloroplasts and the nucleo-cytosol compartment in *Acetabularia*. in: "Nucleic acids and proteins in plants II" (P. PARTHIER, D. BOULTER [eds.]), S. 645-662, Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag (Enzyelop. Plant Physiol. 14b).
- 22- Sievers, A. and Schroter, K.( 1971): Versuch einer Kausalanalyse der geotropischen Reaktionskette im *Chara*-Rhizoid. Planta (Berl.) 96: 339-353 .

- 23- Stubbs, J. M. and Slabas, A. R. (1982) : Ultrastructural and biochemical characterization of the epidermal hairs of the seeds of *Cuphea procumbens*. *Planta* (Berl.) 155, 392-399
- 24- Verset, J. M. and Pilet, P. E.(1986): Distribution of growth and proton eflux in gravireactive roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta* (Ber.). 167: 26-29.



**الفصل الحادى عشر**

**البذرة والانبات**

***Seed and Seed Germination***



## مقدمة :

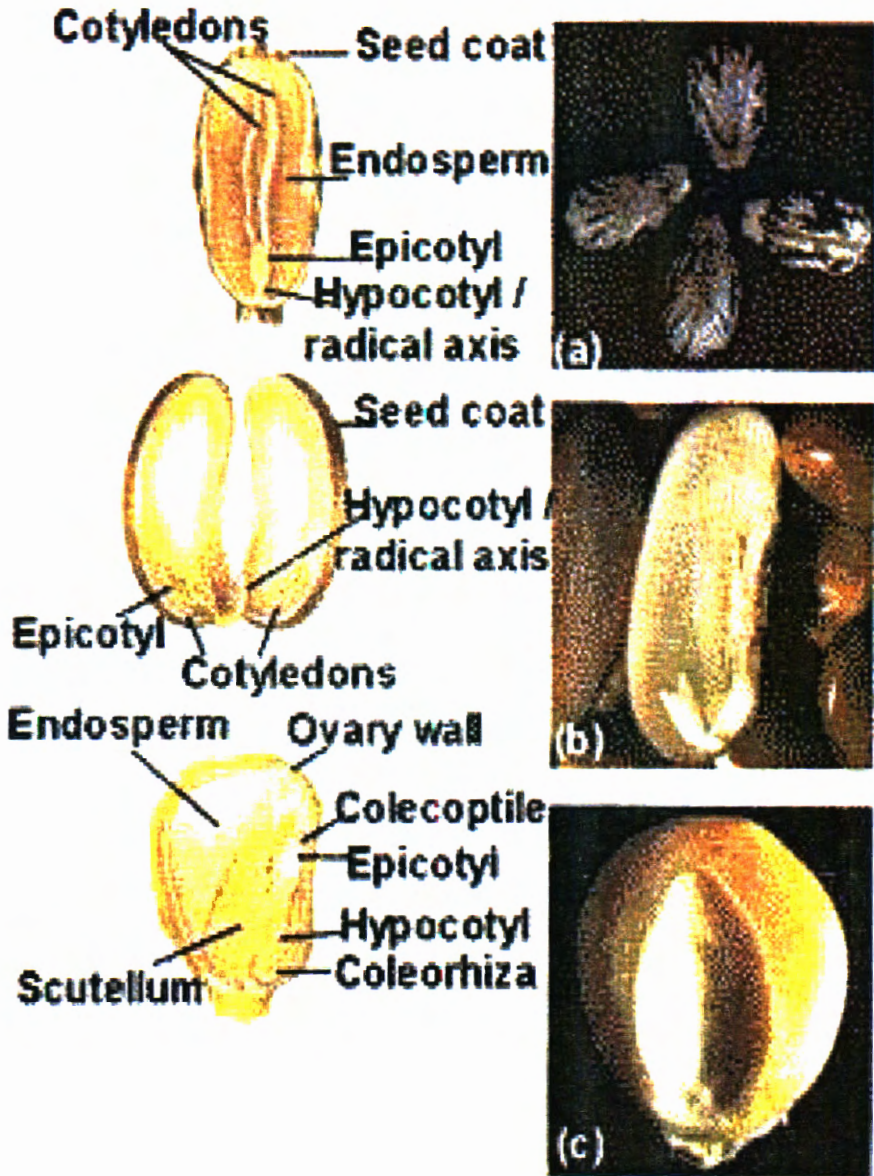
يبدأ تكوين البذرة بعد تمام عملية الاخصاب وبعد تكوين الزيغوت يبدأ نمو البذرة وتكوين أجزائها المختلفة ثم تبدأ فى تخزين المواد الغذائية حتى اكتمال نموها. وإذا استمر تكوين البذور وتخزين المواد الغذائية بها دون عائق تكونت بذوراً ممثلة:

### تتكون البذرة من الأجزاء الآتية:

١- الجنين: يعتبر الجنين المنشأ لنبات جديد ويتكون غالباً نتيجة لاتحاد الجامطة المؤنثة مع المذكرة وقد تحتوى البذرة على أكثر من جنين واحد ويتركب الجنين من السويقة الجنينية السفلى، الفلقات، السويقة الجنينية العليا والريشة والجذير.

٢- الأنسجة المخترنة: تخزن البذور الغذاء اما فى الفلقات أو فى الاندوسبرم أو البرسبرم وتسمى البذور الأندوسبرمية albuminous أما الغير اندوسبرمية فتسمى exalbuminous وفى هذه الحالة يخزن الغذاء اما داخل الفلقات أو أحيانا فى البرسبرم الذى ينشأ من النيوسيلة.

٣- الأغلفة البذرية: تتكون من أغلفة البذرة أو بقايا النيوسيلة والأندوسبرم ويتكون غلاف البذرة (القصرة Testa) من أغلفة البويضة وهى تتكون من غلاف أو اثنين عادة وغالباً ما يتصلب الغلاف الخارجى ويصبح ذو لون غامق فى حين يظل الغلاف الداخلى شفاف رقيق وتبقى النيوسيلة والأندوسبرم داخل الغلاف الداخلى مكونة فى بعض الحالات طبقة واضحة حول الجنين.



(الشكل ٢٢) يوضح مكونات البذرة ببذرة الخروع (A) ، بذرة الفاصوليا (B) ، حبة الذرة (C) .

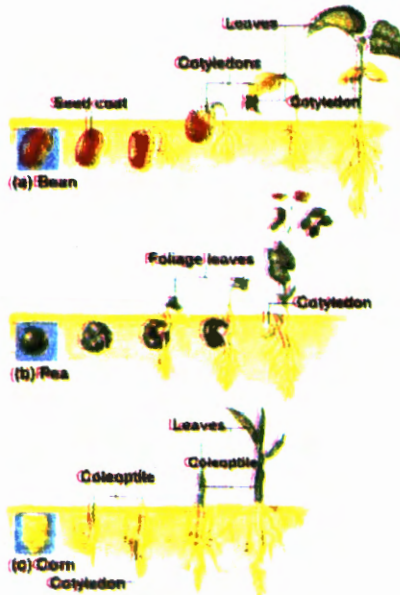


## أنواع البذور:

تقسم البذور عادة إلى قسمين من ناحية التركيب التشريحي:

أ- بذور وحيدة الأجنة: وهي التي عندما تنمو تعطى نبات واحد.

ب- بذور عديدة الأجنة: وهي التي تعطى عند إنباتها عدة بادرات إحداها ناتجة من الجنين الجنسي أما النوات الباقية فتنتج خضرياً من نسيج النيوسيلة وتكون متشابهة وراثياً تماماً لأنسجة الأم لذا يمكن اعتبار هذه النباتات خضرية التكاثر ولو أنها ناتجة من البذور وتعتبر المانجو والموالح من أشهر الأمثلة لهذه البذور عديدة الأجنة.



## التكاثر البذري :

هو إنتاج فرد أو نبات جديد عن طريق جنين البذرة الجنسي والنتاج عن عمليتي التلقيح والإخصاب. وتستخدم البذرة كوسيلة إكثار أساسية . ولكن بالنسبة لأشجار الفاكهة فإنه قد لا ينصح باتباع التكاثر الجنسي حيث أن معظم أشجار الفاكهة خلطية التلقيح مما يعنى أنها خليط وراثياً أي تختلف وراثياً فيما بينها، حيث أنه عند تكوين

حبوب اللقاح والبويضات من خلال الانقسام الاختزالي يحدث الانعزالات الوراثية والعبور والكيازما ومن ثم تختلف الجاميطات الناتجة عن بعضها في التركيب الوراثي والذي يؤدي إلى إنتاج نسل يختلف كل فرد فيه عن الآخر، أو غير متماثلة .

### Seed germination: إنبات البذرة

هو مقدرة البذرة على إعطاء بادرة واستئناف نمو الجنين بعد توقفه عن النمو أو سكونه مؤقتا لحين تهيئ الظروف الملائمة للإنبات وتشمل عملية الإنبات عمليات طبيعية ، وكيميائية فسيولوجية حيوية .

العمليات الطبيعية للإنبات : تبدأ العمليات الطبيعية بامتصاص الماء Imbibition وهي عملية طبيعية تحدث سواء للبذور سواء كانت حية ام ميتة فتنتفخ الخلايا ويصبح السيتوبلازم أكثر مائية Hydrated وتطرى أغشية البذرة وتصبح أكثر نفاذية للغازات وينتج عن التشرب انطلاق حرارة .

العمليات البيوكيميائية للإنبات : تشمل العمليات الكيميائية للإنبات التنفس وزيادة حجم الخلايا وتنشيط الأنزيمات وتكوين أنزيمات جديدة وهي التي تقوم بهضم الغذاء المخزون في مناطق تخزين الغذاء Stored food digestion بتحويل النشا الى سكريات والليبيدات الى الأحماض الدهنية والجليسرول والبروتينات الى أحماض أمينية والفيتين الى أيونات فوسفات وبذلك يسهل نقلها الى المرستيمات .

يتطلب إنبات البذرة توافر ثلاثة عوامل رئيسية هامة وهي:

• يجب أن تكون البذور حية ، بمعنى أن يكون الجنين حي وله القدرة على الإنبات.

• عدم وجود البذرة في حالة السكون وأن يكون للجنين قد مر بمجموعة تغيرات مابعد النضج، وليس هناك موانع كيميائية أو فسيولوجية تعيق عملية الإنبات.

\*. توافر الظروف البيئية الضرورية للانبات ومنها الماء ودرجة الحرارة والأكسجين وأحياناً الضوء.

### مراحل الانبات : Stages of germination

يمكن تقسيم عملية الانبات إلى عدة مراحل منفصلة، وذلك بغرض تفهم كل مرحلة منها على حدة، إلا أنها فى حقيقة الأمر مراحل متداخلة مع بعضها، وهذه المراحل هى:

أ- المرحلة الأولى : (مرحلة امتصاص الماء): وفيها تقوم المواد الغروية فى البذور الجافة بامتصاص الماء مما يزيد من المحتوى الرطوبى للبذور، ويعقب ذلك إنتفاخ البذور وزيادة أحجامها وقد يصاحب هذا الإنتفاخ تمزق أغلفة البذرة. وتجدر الملاحظة هنا أن عملية إمتصاص الماء وإنتفاخ البذرة يمكن أن تحدث حتى مع البذور الغير حية. وعقب إمتصاص الماء وإنتفاخ البذور يبدأ نشاط الأنزيمات التى تكونت أثناء تكوين الجنين، وكذلك تخليق بعض الأنزيمات الجديدة. كما تنشط بعض المركبات الكيميائية الخاصة بإنتاج الطاقة اللازمة لعملية الانبات مثل (ATP) أو الأدينوزين ثلاثى الفوسفات. وفى نهاية هذه المرحلة يمكن مشاهدة أولى مظاهر الانبات والتى تتمثل فى ظهور الجذير والذى يظهر كنتيجة لاستطالة الخلايا أكثر من كونه نتيجة للانقسام الخلوى. وعادة ما يظهر الجذير من البذور الغير ساكنة خلال عدة ساعات أو أيام من الزراعة وبظهوره تنتهى المرحلة الأولى.

ب- المرحلة الثانية : (مرحلة هضم المواد الغذائية): ويحدث فى هذه المرحلة تحول المواد الغذائية المعقدة مثل الكربوهيدرات والدهون والبروتينات المخزنة فى الأندوسبيرم أو الفلقات الى مواد بسيطة والتى تنتقل إلى نقط النمو الموجودة بمحور الجنين، والتى يسهل على الجنين تمثيلها.

ج- المرحلة الثالثة (مرحلة النمو): وفى هذه المرحلة يحدث نمو البادرة الصغيرة كنتيجة لإستمرار الإنقسام الخلوى الذى يحدث فى نقط النمو المختلفة والموجودة على محور الجنين. ويتقدم مراحل النمو تأخذ البادرة الشكل الخاص بها.

ويتكون الجنين من المحور الذى يحمل واحدة أو أكثر من الأوراق الفلقية، والجذير الذى يظهر من قاعدة محور الجنين، بينما تظهر الريشة من الناحية العلوية لمحور الجنين فوق الأوراق الفلقية. ويقسم ساق البادرة إلى السويقة الجنينية العليا والتي توجد أعلى الفلقات، والسويقة الجنينية السفلى التى توجد أسفل الفلقات.

ويأخذ إنبات البذور صورتين مختلفتين هما:

(أ) الإنبات الهوائى: وفيه تنمو السويقة الجنينية السفلى إلى أعلى، حاملة الفلقات لتظهر فوق سطح التربة، كما فى حالة إنبات بذور الفاصوليا.

(ب) الإنبات الأرضى: وفى هذه الحالة تنمو السويقة الجنينية السفلى إلا أنها لا تتمدد بالقدر الذى يسمح برفع الفلقات فوق سطح التربة ولكن الذى يظهر فوق سطح التربة هى السويقة الجنينية العليا، كما هو الحال عند إنبات بذور الفول.

**سكون البذرة Seed Dormancy :**

لقد حبا الله البذرة القدرة على تأخير أو تأجيل إنباتها حتى يتهيأ لها الوقت الملائم والظروف البيئية المثلى، وذلك لضمان بقاء الأنواع النباتية جيلاً بعد آخر. هذه الميكانيكية خاصة بالنسبة للأنواع النباتية التى تتواجد بالمناطق الصحراوية أو المناطق الباردة، حيث تكون الظروف غير ملائمة لإنبات البذور عقب نضجها أو جمعها مباشرة. وقبل تناول هذا الموضوع يجب أن نفرق بين سكون البذرة الناتج عن عدم توافر الظروف الضرورية للإنبات وهذا ما يطلق عليه Quiescence وبين السكون الحقيقى True dormancy الذى يمكن تعريفه بأنه عدم قدرة البذور الحية على

لانتبات حتى مع توافر الظروف المثلى والملائمة لذلك، أى يرجع هذا النوع من لسكون إلى عوامل داخلية خاصة بالبذرة نفسها. وهناك نوعين من السكون هما:

#### أ - السكون الأولى: Primary dormancy

وعادة ما يحدث هذا النوع من السكون بالبذرة أثناء نضجها على النبات.

#### ب - السكون الثانوى: Secondary dormancy

وهذا النوع من السكون يحدث للبذرة بعد جمعها وفصلها عن النبات الأم. ويحدث هذا السكون نتيجة لتأثير واحد أو أكثر من العوامل البيئية.

#### ولا: السكون الأولى: Primary dormancy

وهو أكثر أنواع السكون شيوعاً. ويحدث السكون الأولى نتيجة لعدد من العوامل لطبيعية والفسيولوجية، وهذه العوامل يمكن إجمالها فيما يلى:

١- السكون الراجع إلى أغلفة البذرة: Seed coat dormancy وفى هذه الحالة يقوم غلاف البذرة بالدور الهام فى عدم إنباتها وقد يرجع ذلك إلى:

#### أ- السكون الطبيعى: Physical dormancy

ويتمثل فى وجود غلاف البذرة الصلب والذى لايسمح بنفاذية الماء، والسكون هنا لايرجع إلى سكون الجنين، وهذه الظاهرة توجد فى بذور كثير من العائلات النباتية مثل العائلة البقولية والعائلة النجيلية والباذنجانية وغيرها وكثير من النباتات الخشبية.

#### ب- السكون الميكانيكى: Mechanical dormancy

يتمثل فى وجود الأغلفة الصلبة التى تمنع تمدد الجنين خلال عملية الانبات. ولاشك أن وجود هذا العامل يؤخر من إنبات البذرة. وتوجد هذه الحالة فى كثير من لأنواع النباتية مثل الجوز والفواكه ذات النواة الحجرية (خوخ، مشمش .. الخ). ولقد لوحظ أن الغلاف الصلب (الأندوكارب) المحيط ببذور الخوخ يقلل من معدل إمتصاص

الماء ومن ثم يؤخر من التخلص من انمواد المثبطة للانتبات والموجودة فى أنسجة البذرة.

ج- السكون الكيمياءى (المواد المثبطة للانتبات): Chemical dormancy

ويرجع سكون البذرة فى هذه الحالة إلى وجود مواد كيمياءية يطلق عليها مثبطات الانتبات توجد فى أنسجة الثمرة وأغلفة البذرة. ولقد لوحظ أن عصير مثل هذه الثمار يثبط إنبات البذور بشدة. وتوجد هذه الظاهرة فى كثير من الأنواع النباتية مثل الموالح (الحمضيات) والقرعيات، والثمار ذات النواة الحجرية والتفاح والكمثرى والعنب والطماطم. ومن أمثلة المواد المثبطة للانتبات بعض المركبات الفينولية والكومارين Coumarin وحمض الأبسيسك Absciscic acid وتجدر الملاحظة أن هذه المواد المثبطة يمكن أن تتواجد بالقرب من أجنة بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل Atriplex والرجلة.

د- الأغلفة غير المنفذة للغازات Impermeability of seed coats to gases:

على الرغم من أن الماء والأكسجين يتكونا من جزيئات صغيرة، إلا أن أغلفة البذرة تتميز بوجود ظاهرة الاختيارية بانسبة لنفاذية هذه الجزيئات من خلالها، فهى تسمح بمرور جزيئات الماء بينما تمنع مرور جزيئات الأكسجين الضرورى لعملية الانتبات. وظاهرة النفاذية الاختيارية توجد فى بذور بعض النباتات مثل الشبيط والتفاح والبسلة. وتجدر ملاحظة أن إنخفاض معدل نفاذية الأكسجين أو زيادته من خلال أغلفة البذرة يرتبط ببعض العوامل الأخرى. فقد لوحظ أن أغلفة بذور التفاح لم تسمح بنفاذ الأكسجين فى حين حدث إمتصاص البذرة للماء وإنتفاخها عنى درجة حرارة ٢٠°م، بينما يزداد معدل نفاذية الأغلفة للأكسجين عندما تكون درجة حرارة الوسط الذى تم فيه إمتصاص البذرة للماء ٤°م.

كما أن هناك بعض البذور تختلف درجة نفاذيتها لغازى الأكسجين وثانى أكسيد

لكربون. فقد وجد Brown 1940 أن الغلاف النيوسيللي الداخلي لبذرة الخيار يسمح بنفاذية أكبر لغاز ثاني أكسيد الكربون ( $150.5 \text{ مل/سم}^2/\text{ساعة}$ ) عن غاز الأوكسجين ( $40.3 \text{ مل/سم}^2/\text{ساعة}$ ).

## ٢- السكون المورفولوجي: Morphological dormancy

ويوجد هذا النوع من السكون في بعض العائلات النباتية التي تتصف بذورها بعدم إكمال نمو الأجنة وقت جمع البذور، ومن ثم يلزم إكمال نمو هذه الأجنة عقب فصل البذور وجمعها وقبل الإنبات.

وقد يرجع السكون في هذه الحالة إلى وجود الحالات التالية:

### أ- الأجنة الأثرية:

الأجنة الأثرية عبارة عن أجنة غير متكشفة وقت نضج الثمار. فهناك بعض البذور تحتوى على أجنة غير متكشفة وعادة ما تكون هذه الأجنة صغيرة جداً ومطمورة بين الأنسجة المغذية كالأندوسبيرم كما هو الحال في بذور المانوليا *Magnolia* وبذور كثير من الزهور وأبصال الزينة مثل الأنيمون *Enemone* وثقائق النعمان *Ranunculus* والأوركيد *Orchid*.

وبالإضافة لوجود الأجنة الأثرية فقد توجد أيضاً مواد مانعة للانبات في الأندوسبيرم المحيط بهذه الأجنة. ويمكن إجراء بعض المعاملات التي من شأنها أن تدفع الجنين على النمو مثل تعريض البذور لدرجة حرارة  $15^\circ\text{م}$  أو أقل، وتعريض البذور لدرجات حرارة مختلفة (مرتفعة أو منخفضة) في تتابع، أو معاملة البذور ببعض المواد الكيميائية مثل نترات البوتاسيوم أو حمض الجبريلليك.

## ب- الأجنة غير مكتملة النمو :

في بعض الحالات تحتوى البذور على أجنة غير مكتملة النمو بحيث نجد أن الجنين لا يشغل سوى نصف فراغ البذرة وذلك عند نضج الثمار ومن ثم لابد أن ينمو الجنين ليشتغل هذا الفراغ قبل الإنبات. وتوجد هذه الحالة في بعض نباتات العائلة الخيمية Umbelliferae مثل الجزر وبعض نباتات العائلة Ericaceae مثل الأزاليا Rhodidendron. وهناك عدد من الأنواع النباتية وخاصة وحيدة الفلقة منها والتي تنمو في المناطق الإستوائية توجد ببذورها مثل هذه الظاهرة. أى تحتوى بذورها على أجنة غير مكتملة النمو، ويمكن المساعدة في إكمال نمو الجنين وتمددة وذلك بتعريض البذور لدرجات حرارة مرتفعة حتى يحدث الإنبات. فعلى سبيل المثال نجد أن بذور بعض الأنواع المختلفة من النخيل تحتاج إلى فترة طويلة قد تصل إلى عدة سنوات حتى يحدث بها الإنبات، ولكن يمكن إحتصار هذه المدة إلى ثلاثة أشهر فقط وذلك بتعريض البذور لدرجة حرارة تتراوح ما بين ٣٨ - ٤٠م، أو يمكن أن يحدث الإنبات خلال ٢٤ ساعة وذلك بفصل الأجنة وزراعتها على بيئات ملائمة. ويمكن معاملة البذور بحمض الجبريلليك بتركيز ١٠٠٠ جزء في المليون وهذه المعاملة تسرع من إنبات بذور النخيل، غير أن أغلفة البذرة تحتاج إلى معاملات خاصة لضمان دخول وتغلغل حمض الجبريلليك.

## ٣- السكون الفسيولوجي : Physiological dormancy

وهذا النوع من السكون يتحكم فيه عدة عوامل داخلية خاصة بأنسجة البذرة نفسها. فكثير من بذور النباتات العشبية التى تنمو بالمناطق المعتدلة تتميز ببذورها بالسكون الفسيولوجي الذى يكون واضحاً عقب جمع البذور ولذى يخفى تدريجياً خلال نقل وتداول البذور وتخزينها تخزيناً جافاً. وقد تمتد فترة السكون في مثل هذه البذور من ١- ٦ أشهر.



وعندما تكون البذور ساكنة فسيولوجياً فإنها تحتاج لكي تنبت إلى عدة عوامل بيئية خاصة تختلف عن تلك العوامل المطلوبة للإنبات في حالة عدم سكون البذرة. فبذور الأمرنيس الطازجة يمكنها أن تنبت فقط على درجات الحرارة المرتفعة (٣٠م) في حين أن بذور الخس يثبط إنباتها عند درجات حرارة أعلى من ٢٥م. كما أن بذور بعض الأنواع النباتية تحتاج إلى الضوء حتى تستطيع الانتبات مثل الخس، بينما بذور بعض الأنواع الأخرى تحتاج إلى فترات إظلام حتى يحدث الإنبات.

ويعتقد بأن السكون الفسيولوجي للبذرة وعلى وجه العموم ينظم بمدى التوازن بين كل من مثبطات ومنشطات النمو الداخلية. ويغزى السكون إلى وجود المواد المثبطة أو غياب المواد المنشطة للنمو، أو لمدى العلاقة بين الأثنين. ويتأثر مستوى هذه المواد سواء أكانت مثبطات أو منشطات بعدد من العوامل البيئية الخارجية مثل الضوء والحرارة. ولتوضيح العلاقة بين هذه المواد وكيفية تنظيمها لحدوث السكون من عدمه فقد إقترح Khan ١٩٧١ م أن هناك ثلاثة أنواع من الهرمونات النباتية تتحكم في هذه الميكانيكية. النوع الأول وهو الجبريلين وله تأثير تنشيطي على الانتبات. ولكي يحدث الانتبات لابد من وجود الجبريلين، غير أنه في وجود المواد المثبطة (النوع الثاني) يختفى التأثير التنشيطي للجبريلين أما النوع الثالث من الهرمونات فهو السيتوكينين ويعمل على كسر السكون عن طريق منع المواد المثبطة من إظهار تأثيراتها، ومن ثم فإنه إذا وجدت المواد المثبطة في حالة غير منشطة فإن السيتوكينين لا يصبح له أي دور في كسر سكون البذرة حيث أن هذه هي وظيفة الجبريلين.

#### ٤- سكون الجنين: Embryo dormancy

ويرجع سكون البذرة في هذه الحالة إلى أن الجنين نفسه في مرحلة سكون، والدليل على ذلك أنه إذا ما فصلت مثل هذه الأجنة لتنميتها على بيئات معقمة لا يمكن أن تنبت بحالة طبيعية. وهذه الظاهرة توجد في بذور العديد من أنواع نباتات المناطق المعتدلة. ويلزم لكسر هذا النوع من السكون وتحرير الأجنة منه، أن تعرض البذور لدرجة حرارة منخفضة ورطوبة لفترة معينة من الزمن تحدث خلالها عدة تغيرات

تؤدي إلى الانبات وهذه التغيرات يطلق عليها تغيرات بعد النضج. وتعرض البذور لدرجات حرارة منخفضة ورطوبة مناسبة مع وجود التهوية الجيدة لفترة زمنية تطول أو تقصر حسب الأنواع. كل هذه الاحتياجات يمكن الإبقاء بها عن طريق ما يطلق عليه الكمر البارد Cold stratification وفيه توضع البذور في طبقات متبادلة مع طبقات من الرمل أو نشارة الخشب المنداه في صوان أو صناديق، ثم تخزن في الثلاجة على درجة حرارة منخفضة (٢-٧°م) لفترة زمنية تختلف باختلاف الأنواع النباتية، ويحدث خلالها تغيرات ما بعد النضج.

وبذور الأنواع النباتية التي بها هذا النوع من السكون، تحتاج إلى برودة عالية لمدة تتراوح من ١-٤ أشهر لكي يحدث الانبات. علاوة على ذلك فإنه عند فصل أجنة هذه البذور وتتميتها على بيئات مغذية، فهي عادة لا تنبت بحالة طبيعية بل تظهر درجات مختلفة من أعراض السكون. فقد تتمدد الفلقات ويحضر لونها مع خروج جنين قصير وسميك، كما لا يحدث نمو أو استطالة للسويقة الجنينية العليا. ويمكن استخدام هذه المظاهر البسيطة للحكم إلى حد ما على مدى حيوية هذه البذور الساكنة.

ولكسر هذا النوع من السكون يجب توافر الظروف التالية:

١- إمتصاص البذرة للماء وإنتفاخها.

٢- تعريض البذور للبرودة (ليس من الضروري أن تكون على درجة التجمد).

٣- التهوية الجيدة.

٤- الوقت الكافي.

ولحدوث تغيرات ما بعد النضج، لابد للبذور من إمتصاص الماء، حيث لوحظ أن البذور ذات الأغلفة الصلبة (مثل الخوخ والمشمش ...) تمتص الماء ببطئ شديد مما يؤدي إلى زيادة الفترة اللازمة لحدوث التغيرات المطلوبة.

وخلال تعرض البذرة لدرجة الحرارة المنخفضة، نجد أن المحتوى الرطوبي لداخل البذرة يظل ثابتاً تقريباً أو ربما يرتفع هذا المحتوى تدريجياً، ولكن بنهاية تسكون ومع بداية الانبات يبدأ الجنين في إمتصاص الماء بسرعة. ويجب ملاحظة أن نقص المحتوى الرطوبي للبذور خلال عملية الكمر البارد يؤدي إلى حدوث آثار سيئة. بالجفاف قرب نهاية الكمر البارد يمكن أن يؤدي إلى الأضرار بالجنين. كذلك فإن جفاف البذور خلال عملية الكمر البارد يؤدي إلى إيقاف تغيرات ما بعد النضج، علاوة على أنه يؤدي إلى ما يسمى بالسكون الثانوي.

وتعتبر الحرارة من أهم العوامل التي تؤثر على معدل حدوث تغيرات ما بعد النضج خلال فترة كمر البذور. وقد وجد أن أنسب درجات حرارة والتي يمكن عندها عسر السكون وحدث التغيرات المختلفة تتراوح بين  $2^{\circ}\text{C}$  -  $5^{\circ}\text{C}$ . وقد تحدث درجات لحرارة الأقل أو الأعلى من هذا المدى نقصاً في معدل تغيرات ما بعد النضج. وقد تؤدي درجات الحرارة المرتفعة إلى فشل الإنبات وحدث السكون الثانوي. وقد وجد أن تعريض بذور التفاح لدرجة حرارة  $17^{\circ}\text{C}$  يحدث عندها توازن بين العمليات المؤدية لى تغيرات بعد النضج وتلك المسؤولة عن السكون الثانوي. وتسمى هذه الدرجة من لحرارة بحرارة التعويض Compensation temperature. وإستجابة بذور التفاح لانبات تختلف باختلاف درجات الحرارة التي عرضت لها البذور، فعند درجات الحرارة المنخفضة كان إنبات البذور بطيئاً، ولكن نسبة الإنبات كانت مرتفعة، بينما عند درجات الحرارة المرتفعة زاد معدل الانبات غير أن نسبة الانبات إنخفضت، وهذا الانخفاض في نسبة الانبات يزداد كلما إرتفعت درجة الحرارة.

ولابد من توافر التهوية الجيدة حول البذور أثناء عملية الكمر البارد إذ أن ذلك يؤدي إلى حدوث تغيرات ما بعد النضج بحالة طبيعية. ويختلف طول فترة بعد النضج باختلاف الأنواع أو الأصناف التابعة لنفس النوع. وقد تمتد هذه الفترة من ١-٣ أشهر، إلا أنها قد تزداد إلى ٥ أو ٦ أشهر في بعض الأنواع النباتية الأخرى.

٥- سكون السويقة الجنينية العليا: Epicotyl dormancy

فى بعض الحالات نجد أن البذور تحتاج إلى عمليات كمر بارد منفصلة لكل من الجذير والسويقة الجنينية السفلى والسويقة الجنينية العليا.

ويمكن تقسيم الأنواع التى تقع تحت هذا القسم الى مجموعتين هما:

أ- بذور يمكن تنشيط إنباتها وذلك بتعريضها لوسط دافئ لفترة تختلف من ٣-١ أشهر، وهذه المعاملة تنشط نمو الجذير والسويقة الجنينية السفلى، وبعد ذلك تحتاج البذور للتعرض للبرودة لمدة تتراوح بين ٣-١ أشهر أيضاً حتى يمكن للسويقة الجنينية العليا أن تنمو بحالة طبيعية.

ب- وفى هذه المجموعة تحتاج البذور للكمز البارد لاجداث تغيرات بعد النضج فى الجنين، ثم يعقب ذلك تعريض البذور لفترة دافئ للسماح للجذير بالنمو ثم تعرض مرة ثانية لفترة برودة حتى ينشط النمو الخضرى. وفى الطبيعة نجد أن بذور مثل هذه الأنواع تحتاج إلى موسمى نمو كاملين حتى يكتمل إنباتها.

٦- وجود نوعين من السكون: Double dormancy

فى بعض الحالات يوجد بالبذرة أكثر من نوع واحد من السكون، فمثلاً فى بعض الحالات تتميز البذرة بالأغلفة الصلبة الغير منفذة للماء، هذا بالإضافة إلى سكون الجنين نفسه، ولتشجيع البذور على الانبات لابد من كسر كلا نوعى السكون. فيمكن معاملة أغلفة البذرة ببعض المعاملات التى تسمح للماء بالمرور من خلاله إلى الجنين، ثم تحدث تغيرات بعد النضج التى من شأنها كسر سكون الجنين. وأفضل طريقة للتخلص من سكون هذه البذور هو إجراء كمر دافئ لبضعة أشهر تنشط خلاله الأحياء الدقيقة لتحلل غلاف البذرة ثم يعقب ذلك كمر بارد.

وهذا النوع من السكون يوجد فى بذور الأنواع الشجرية والشجيرية والتى تنمو فى المناطق الباردة حيث تتميز بذورها بوجود الأغشية الصلبة. وفى الطبيعة تلعب العوامل البيئية دوراً هاماً فى كسر هذا السكون حيث أنه عند سقوط البذور على سطح

الأرض يحدث كسر للسكون الطبيعي (الناشئ عن أغلفة البذرة) حيث تحدث ليونة أو تطرية في هذه الأغشية، ثم يتعرض البذور لبرد الشتاء تحدث تغيرات بعد انصح.

### ثانيا : السكون الثانوى Secondary dormancy

هذا النوع من السكون يحدث للبذور عقب فصلها وجمعها من النبات الأم. وهنا يجب ملاحظة أن البذور في هذه الحالة عقب جمعها لا تكون ساكنة ولكن نتيجة لتعرضها لبعض الظروف يمكن دفعها إلى دخول السكون.

ويمكن تحرير البذور من السكون الثانوى وذلك بتعرضها للبرودة وأحيانا للضوء وفي كثير من الحالات بمعاملة البذور بالهرمونات المنشطة للانبات خاصة حمض الجبريلليك Gibberellic acid. كذلك يمكن منع حدوث السكون الثانوى بتجفيف البذور وتخزينها تخزيناً جافاً.

ويلعب السكون الثانوى دوراً هاماً للمحافظة على الأنواع النباتية في الطبيعة. فكما هو ملاحظ أن بذور نباتات الأنواع المنزرعة تحتفظ بحيويتها لمدة طويلة إذا كانت هذه البذور جافة ، كما أنها تفقد سكونها الأولى خلال فترات التخزين، ويمكن لمثل هذه البذور أن تثبت مباشرة عند غمرها بالماء.

Treatments to overcome seed dormancy : المعاملات التى تؤدى إلى كسر سكون البذرة :

هناك عدة معاملات تجرى على البذور قبل زراعتها وذلك لإخراجها من السكون وحتى تثبت بصورة طبيعية، وتعطى بادرات قوية النمو. بعض هذه المعاملات تجرى بغرض تطرية أو تليين غطاء البذرة حتى يسهل دخول الماء والغازات من خلاله، والبعض الآخر يجرى لكسر سكون الجنين نفسه أو لازالة المواد المثبطة للنمو والتي تمنع إنبات البذور. وفيما يلى وصفاً موجزاً لهذه المعاملات:

أ- الخدش الميكانيكى : Scarification Mechanical

ب- الغمر فى الماء الساخن : Scarification Hot Water

ج- المعاملة بالأحماض : Acids Scarification

د - الكمر الدافى : Scarification Warm Moist

هـ- المعاملة بالحرارة المرتفعة : Scarification High Temperature

و- جمع الثمار غير مكتملة النمو : Fruits Harvesting Immature

ز - الكمر البارد : Cold Stratification

ح- غسل البذور : Leaching

ط- إستخدام أكثر من معاملة : Treatments Combination of

ى- تعريض البذور لدرجات حرارة متبادلة : Alternation of Temperature

ك- تعريض البذور للضوء : Light Exposure

ل- الغمر في محلول نترات البوتاسيوم Soaking in Potassium Nitrate solution

م- استخدام الهرمونات وبعض الكيماويات المنشطة Hormones and /other Chemical Stimulants

توجد بعض الهرمونات والمركبات الكيماوية التي يمكن باستخدامها كسر سكون البذرة وتحجيع إنباتها. ويعتبر حمض الجبريلليك أكثر استخداماً في هذا المجال. وحمض الجبريلليك يؤدي إلى كسر السكون الفسيولوجي بالبذرة وينشط إنباتها بشرط عدم سكون الجنين نفسه. وعادة ما تبلل بيئة إنبات البذور بتركيزات معينة من حمض أجبريلليك تتراوح بين ٥٠٠ - ١٠٠٠ جزء في المليون. كما يستخدم السيتوكينين وهو أحد منظمات النمو بالطبيعية في تنشيط إنبات البذور وذلك عن طريق إيقافه لنشاط مثبطات الإنبات التي تؤدي إلى سكون البذرة. ويعتبر الكينتين من أكثر المركبات المستخدمة في تنشيط إنبات البذور وكسر السكون الزاجع إلى درجات الحرارة المرتفعة كما هو الحال في بذور بعض الأنواع النباتية مثل بذور الخس. ولتحضير محلول من الكينتين تذاب أولاً كمية صغيرة منه في قليل من حمض الهيدوكلوريك ثم تخفف بالماء، وعادة ما تغمر البذور في محلول تركيزه ١٠٠ جزء في المليون لمدة ثلاث دقائق.

وفى بعض الأحيان يمكن استخدام محلول ثيوريوريا بتركيز ٠.١٥ % لكسر سكون البذور خاصة تلك التي لا تنبت جيداً في الظلام التام أو على درجات الحرارة المرتفعة، أو تلك البذور التي تحتاج إلى معاملات الكمر البارد. وحيث أن الثيوريوريا تعتبر من منشطات النمو، لذلك من المفضل غمر البذور في محلولها لمدة لا تزيد عن ٢٤ ساعة ثم ترفع البذور وتغسل جيداً بالماء.

## العوامل البيئية التي تؤثر على إنبات البذرة Environmental factors affecting seed germination :

سبق أن ذكرنا أن إنبات البذرة يتطلب توفر عدة عوامل منها وجود الظروف البيئية اللازمة لذلك مثل الماء والحرارة والهواء والضوء وغيرها. وفيما يلي موجزاً لدور كل عامل من العوامل البيئية على حدة:

### أولاً: الماء Water

يعتبر الماء من العوامل البيئية الأساسية اللازمة لحدوث الانبات. حيث أن النشاط الأنزيمي وعمليات هدم وبناء المواد الغذائية المختلفة تتطلب لاتمامها وسطاً مائياً. وكما هو معروف فإن إنبات البذرة يتحكم فيه بصفة أساسية محتواها المائي، فالبذرة عادة لا تنبت إذا كان محتواها الرطوبي أقل من ٤٠ - ٦٠ % (على أساس الوزن الطازج). وعند زراعة البذور الجافة تقوم بإمتصاص الماء بسرعة في بادئ الأمر حتى يحدث التشبع والانتفاخ، ثم يعقب ذلك إنخفاض في معدل إمتصاص الماء والذي لا يلبث أن يزداد بظهور الجذير وتمزق الغلاف. وقدرة البذرة على إمتصاص الماء تتوقف على عدة عوامل هامة منها نفاذية أغلفة البذرة للماء والماء المتاح بالوسط المحيط بالبذرة وأيضاً درجة حرارة الوسط أو البيئة، فنجد أن إرتفاع درجة حرارة البيئة يزيد من معدل إمتصاص البذرة للماء. وبإنبات البذرة وتكوين الجذير تبدأ البادرة الصغيرة في الاعتماد على مجموعها الجذري ومقدرته على تكوين شعيرات جذرية صغيرة أخرى تساهم في إمتصاص الماء من الوسط المحيط وكمية الماء التي تمتصها البذرة خلال فترة الانتفاخ وحتى ظهور الجذير تعتبر من الأهمية بما كان حيث أنها يمكن أن تؤثر على كل من نسبة ومعدل إنبات البذور.

وتستطيع بذور كثير من الأنواع النباتية أن تنبت في مدى من الرطوبة الأرضية يقع بين السعة الحقلية (Field capacity (FC ونقطة الذبول المستديمة Permanent wilting point (PWP) ومع ذلك فإن إنبات بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى



مثل الخس والبنجر يتوقف عند مستويات الرطوبة المنخفضة بالتربة. ومثل هذه البذور تحتوى على مواد مثبطة للانبات يلزم للتخلص منها توافر رطوبة أرضية عالية.

وتجدر ملاحظة أن معدل ظهور البادرات الصغيرة يتأثر كثيراً بمحتوى الرطوبة الأرضية، حيث يقل إلى حد كبير مع إنخفاض الرطوبة فى الوسط المحيط بالبذور. ويمكن تسهيل إنبات البذور وذلك بغمرها فى الماء لعدة ساعات قبل الزراعة.

### ثانياً: الحرارة Temperature

ربما تعتبر الحرارة من أهم العوامل البيئية التى تنظم عملية الانبات وتحكم بدرجة كبيرة فى نمو الشتلة أو البادرة. وعموماً فإن للحرارة تأثير على نسبة ومعدل إنبات البذور. حيث أنه عند درجات الحرارة المنخفضة يقل معدل الانبات وبارتفاع درجة الحرارة يزيد هذا المعدل حتى يصل إلى المستوى الأمثل، ولكن بزيادة درجة الحرارة عن هذا الحد يقل معدل الانبات نتيجة للضرر الذى يحدث للبذرة. وعلى اعكس من ذلك فإن نسبة الانبات ربما تظل ثابتة الى فترة محددة بارتفاع درجة الحرارة وحتى تصل هذه الدرجة إلى المستوى الأمثل وحتى يتوفر الوقت الذى يسمح بحدوث الانبات. وتقسم درجة الحرارة التى يحدث عندها الانبات إلى ثلاث درجات هى:

- أ- درجة الحرارة الصغرى: وهى أقل درجة حرارة يحدث عندها الإنبات.
- ب- درجة الحرارة المثلى: وهى درجة الحرارة التى يحدث عندها أكبر نسبة إنبات وأعلى معدل إنبات. وتتراوح درجة الحرارة المثلى للبذور الغير ساكنة لمعظم الأنواع النباتية بين ٢٥ - ٣٠ م°.
- ج- درجة الحرارة القصوى: وهى أعلى درجة حرارة يحدث عندها الانبات. وأى ارتفاع فى درجة الحرارة عن الدرجة القصوى ربما تضر البذور أو تدفعها إلى دخول السكون الثانوى.

وعموماً تختلف إحتياجات بذور الأنواع المختلفة لدرجات الحرارة التى تشجع إنباتها، ومن ثم يمكن تقسيم النباتات تبعاً لدرجة الحرارة اللازمة لانبات بذورها إلى:

أ- بذور تتحمل درجات الحرارة المنخفضة: يمكن لبذور كثير من الأنواع النباتية - وخاصة البرية منها - النامية فى المنطق المعتدلة من الانبات خلال نطاق حرارى واسع يتراوح ما بين ٤٠°م (وفى بعض الأحيان قرب درجة التجمد) حتى حدود درجات الحرارة المميّنة (٣٠ - ٤٠°م) . وتشمل هذه المجموعة بذور كثير من النباتات منها على سبيل المثال بذور الخس والكرنب.

ب- بذور تحتاج إلى درجات حرارة منخفضة: وتحتاج بذور نباتات هذا القسم الى درجة حرارة منخفضة حتى تنبت. وغالباً ما يفشل الانبات إذا تعرضت البذور لدرجة حرارة أعلى من ٢٥°م. وعدم قدرة البذور على الانبات فى ظروف درجات الحرارة المرتفعة ظاهرة شائعة الوجود فى البذور حديثة الحصاد لكثير من الأنواع النباتية. وتشمل هذه المجموعة بذور كثير من الأنواع النباتية مثل البصل والبرمبولا والدلفينيوم.

ج- بذور تحتاج إلى درجات حرارة مرتفعة: تحتاج بذور عديد من الأنواع النباتية خاصة تلك التى تنمو فى المناطق الاستوائية وتحت الاستوائية الى درجة حرارة مرتفعة نسبياً حتى تستطيع الانبات، فأقل درجة حرارة يمكن أن يحدث عندها إنبات بذور الاسبرجس والطماطم هى ١°م، فى حين أن درجة ١٥°م تعتبر أقل درجة تلزم لانبات بذور بعض المحاصيل الأخرى مثل الباذنجان والفلفل والفول... الخ.

د- بذور تحتاج إلى درجات حرارة متبادلة: تذبذب درجات الحرارة خلال الليل والنهار تعطى نتائج أفضل إذا ما قورنت بدرجات الحرارة لثابتة بالنسبة لانبات البذور ونمو البادرات. وبذور قليل من الأنواع النباتية لايمكن أن تنبت على

درجات الحرارة الثابتة، بل يلزم تعريض البذور لدرجات حرارة متبادلة بحيث يكون الفرق بين درجتى الحرارة التى تعرض لهما البذور لا يقل عن ١٠°م.

### ثالثاً: التهوية Aeration

كما هو معروف فإن الهواء الجوى يحتوى على ثلاث غازات أساسية ضمن مكوناته وهى الأكسجين وثنائى أكسيد الكربون والنيتروجين. ويمثل الأكسجين ٢٠% بينما يشكل ثنائى أكسيد الكربون ٠.٠٣% أما غاز النيتروجين فيمثل مايقرب من ٨٠% من مكونات الهواء الجوى. ويعتبر الأكسجين ضرورى جداً لانبات بذور كثير من الأنواع النباتية. أما إذا ارتفع تركيز ثنائى أكسيد الكربون عن ٠.٠٣% فى البيئة، فغالباً ما يثبط إنبات البذور. ومن ناحية أخرى فإن غاز النيتروجين ليس له تأثير على إنبات البذور بصفة عامة.

ويزداد معدل تنفس البذور زيادة كبيرة خلال الانبات، والتنفس عملية أساسية لاتمام عمليات الأكسدة اللازمة لنمو وتمدد الجنين ومن ثم فإن توافر الأكسجين بالبيئة يعد ضرورياً لحدوث الانبات الجيد. لذلك فإن أى نقص فى تركيز الأكسجين الموجود بالبيئة عن تركيزه فى الهواء الجوى يؤدى إلى إعاقة أو تثبيط إنبات بذور كثير من النباتات.

ونقص الأكسجين اللازم للجنين خلال الانبات ينتج أساساً من ظروف بيئية الانبات خاصة إذا كانت تلك البيئة مغمورة بالماء. أو قد يرجع نقص الأكسجين إلى عدم نفاذية أغلفة البذرة له، حيث أنه فى كثير من الحالات فإن أغلفة البذور لاتسمح بتبادل الغازات بين الجنين والهواء الخارجى. ويتأثر مستوى الأكسجين فى بيئة النمو بمقدار ذائبته القليلة فى الماء وعمق الزراعة، حيث يقل تركيز الأكسجين بشدة كلما زاد عمق زراعة البذور.

أما بالنسبة لغاز ثانى أكسيد الكربون (ك أ<sup>٢</sup>) وهو يمثل ناتج عملية التنفس - فيتجمع ويزداد تركيزه خاصة فى البيئات سيئة التهوية، كما يزداد تركيزه بازدياد عمق الزراعة ومن ثم فإنه يعمل على تثبيط إنبات البذور.

#### رابعاً الضوء Light

يمكن للضوء أن يؤثر على إنبات البذور - وتختلف احتياجات بذور الأنواع النباتية المختلفة للضوء - فهناك بعض النباتات مثل نوع التين Strangling Fig (*Ficus aurea*) تحتاج بذورها إلى ضوء تام ومستمر حتى تنبت، وتفقد هذه البذور حيويتها خلال بضعة أسابيع إذا لم تعرض للضوء. كما يشجع الضوء إنبات بذور مجموعة أخرى من الأنواع النباتية تشمل كثير من أنواع الحشائش والخضر والزهور. وقد يثبط بالضوء من إنبات بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل البصل. وتستجيب بعض النباتات لطول النهار (الفترة الضوئية) فهناك بذور تحتاج إلى نهار طويل لكى تنبت مثل بذور البتولا ولكن يلزم أيضاً تعريض هذه البذور لفترة برودة معينة حتى تساعد على إنباتها، بينما يثبط النهار الطويل إنبات بذور بعض الأنواع الأخرى.

## مراجع مختارة :

- 1- Abo-Hamed, S.A.; Younis M.E. and Aldesuquy H.S. (1987): Changes in endogenous gibberellins and auxins levels in developing wheat seedlings. Mansoura Univ. Conf. of Agric. Sci. on food deficiency overcoming through autonomous efforts in Egypt, 22nd June, 1987. Vol. 2. pp . 258 – 266.
- 2- Abo-Hamed, S.A.; Younis M.E. and Aldesuquy H.S. (1987): Changes in carbohydrates,  $\alpha$ - amylase activity and respiration in developing wheat seedlings. Mansoura Univ. Conf. of Agric. Sci. on food deficiency overcoming through autonomous efforts in Egypt, 22nd June, 1987. Vol. 2. Pp. 276 -285.
- 3- Meyer, S. E.; Kitchen, S. G. and Carlson, S. L. (1995): Seed germination timing patterns in *Intermountain Penstemon*. American Journal of Botany. 82: 377–389.
- 4- Mogensen, S. H. A. C.; Allen, P. S. and Meyer, S. E. (2001): Prechill temperature and duration are important in determining seed quality for 12 wildflowers. Seed Technology. 23: 145–150.
- 5- Press, M. C. (1989): Autotrophy and heterotrophy in root hemiparasites. Trends in Ecology and Evolution. 4: 258–263.
- 6- Press, M. C. and Graves, J. D. (1995): Parasitic plants. London: Chapman and Hall.
- 7- Ballard, W. W. (1987): Sterile propagation of *Cypripedium reginae* from seeds. Amer. Orchid Soc. Bull. 56: 935-946.
- 8- Baskin, C. C. and Baskin, J. M. (1998): Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.
- 9- Baskin, C. C. and Baskin, J. M. (2003): When breaking seed dormancy is a problem try a move-along experiment. Native Plants J. 4: 17-21.

- 10-Baskin, J. M.; Baskin, C. C. and Li. X. (2000): Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biol.* 15: 139-152.
- 11-Culliney, J. L. and Koebele, B. P. (1999): A native Hawaiian garden. University of Hawaii Press, Honolulu.
- 12-Ichihashi, S. (1989): Seed germination of *Ponerorchis graminifolia*. *Lindleyana*. 4: 161-163.
- 13- Abirached-Darmency, M.; Abdel-gawwad, M. R.; Conejero G.; Verdeil, J. L. and Thompson, R. (2005): In situ expression of two storage protein genes in relation to histo-differentiation at mid-embryogenesis in *Medicago truncatula* and *Pisum sativum* seeds. *J. Exp. Bot.* 56:2019-2023.
- 14-Benlloch, R.; Navarro, C.; Beltrán J. P. and Cañas L. A. (2003): Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: ontogeny studies as a tool to better characterise homeotic mutations. *Sex. Plant Reprod.* 15:231-241.
- 15-Bewley, J. D. (1997): Seed germination and dormancy. *Plant Cell*. 9:1055-1066.
- 16-Boudet, J.; Buitink, J.; Hoekstra, F. A.; Rogniaux, H.; Larré, C.; Satour, P. and Leprince O. (2006): Comparative analysis of the heat stable proteome of radicles of *Medicago truncatula* seeds during germination identifies late embryogenesis abundant proteins associated with desiccation tolerance. *Plant Physiol.* 140:1418-1436.
- 17-Bouton, S.; Laure, V.; Lelièvre, E. and Limami, A. M. (2005): A gene encoding a protein with a proline-rich domain (MtPPRD1), revealed by suppressive subtractive hybridization (SSH), is specifically expressed in the *Medicago truncatula* embryo axis during germination. *J. Exp. Bot.* 56:825-832.

- 18-Buitink, J.; Leger, J. J.; Guisle, I.; Vu, B. L.; Wuillème, S.; Lamirault, G., Le Bars, A.; Le Meur, N.; Becker A., Küster, H. And Leprince, O. (2006): Transcriptome profiling uncovers metabolic and regulatory processes occurring during the transition from desiccation sensitive to desiccation-tolerant stages in *Medicago truncatula* seeds. *Plant J.* 47:735-750.
- 19-Crawford, E. J.; Lake, A. W. H. and Boyce, K. G. (1989): Breeding annual *Medicago* species for semiarid conditions in Southern Australia. *Adv. Agron.* 42:399-437.
- 20-Djemel, N.; Guedon, D.; Lechevalier, A.; Salon, C.; Miquel, M.; Prosperi, J. M.; Rochat, C. and Boutin J. P. (2005): Development and composition of the seeds of nine genotypes of the *Medicago truncatula* species complex. *Plant Physiol. Biochem.* 43:557-566.
- 21-Domoney, C.; Duc, G.; Ellis, N.; Ferrandiz, C.; Firnhaber, C.; Gallardo, K.; Hofer, J.; Kopka, J.; Küster, H.; Madueño, F.; Munier-Jolain, N. G.; Mayer K.; Thompson R.; Udvardi M. and Salon C. (2006): Genetic and genomic analysis of legume flowers and seeds. *Curr. Op. Plant Biol.* 9:133-141.
- 22-Faria, J. M. R.; Buitink J.; van Lammeren, A. A. M. and Hilhorst, H. W. M. (2005): Changes in DNA and microtubules during loss and re-establishment of desiccation tolerance in germinating *Medicago truncatula* seeds. *J. Exp. Bot.* 56:2119-2130.
- 23-Gallardo, K.; Kurt, C.; Thompson, R. and Ochatt, S. (2006): In vitro culture of immature *M. truncatula* grains under conditions permitting embryo development comparable to that observed in vivo. *Plant Sci.* 170:1052-1058.
- 24 - Gallardo, K.; Le Signor, C.; Vandekerckhove, J.; Thompson, R. D. and Burstin, J. (2003): Proteomics of *Medicago truncatula* seed development establishes the time

- frame of diverse metabolic processes related to reserve accumulation. *Plant Physiol.* 133:664–682.
- 25–Gao, M.; Teplitski, M., Robinson, J. B. and Bauer, W. D. (2003): Production of substances by *Medicago truncatula* that affect bacterial quorum sensing. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 16:827–834.
- 25–Globerson, D. (1978): Germination and dormancy breaking by ethephon in mature and immature seeds of *Medicago truncatula* (medic) and *Trifolium subterraneum* (clover). *Austral. J. Agric. Res.* 29:43-49.
- 27–Gubler, F.; Millar, A. A. and Jacobsen, J. V. (2005): Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting. *Curr. Op. Plant Biol.* 8:183–187.
- 28–Heggie, L. and Halliday, K. J. (2005): The highs and lows of plant life: temperature and light interactions in development. *Int. J. Dev. Biol.* 49:675-687.
- 29–Koornneef, M.; Bentsink L. and Hilhorst H. (2002): Seed dormancy and germination. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5:33-36.
- 30–Moreau, D.; Salon, C. and Munier-Jolain, N. (2006): Using a standard framework for the phenotypic analysis of *Medicago truncatula*: an effective method for characterizing the plant material used for functional genomics approaches. *Plant Cell Envir.* 29:1087-1098.
- 31–Ochatt, S. J.; Sangwan, R. S.; Marget P.; Ndong, Y. A., Rancillac M. and Perney, P. (2002): New approaches towards the shortening of generation cycles for faster breeding of protein legumes. *Plant Breed.* 121:436–440.
- 32–Ricoult, C.; Echeverria, L. O.; Cliquet, J. B. and Limami, A. M. (2006): Characterization of alanine aminotransferase (AlaAT ) multigene family and hypoxic response in young seedlings of



- the model legume *Medicago truncatula* . J. Exp. Bot. 57:3079–3089.
- 33- Vegis, A. (1964): Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 15:185- 224.
- 33- Wang, H. L. and Grusak, M. A. (2005): Structure and development of *Medicago truncatula* pod wall and seed coat. Ann. Bot. 95 : 737-47.



## الفصل الثانى عشر

سكون البراعم ( التوقف عن النمو المؤقت )

***Bud Dormancy***



## مقدمة :

التشكل المورفولوجي للنبات كما سبق الإشارة إليه عملية مستمرة تبدأ بالانبات مروراً بالنمو الخضري والجذري ثم الزهري والثمري وتنتهي بالشيخوخة والموت. فأشجار الفاكهة المتساقطة الأوراق تنمو نمواً خضرياً عديد الحول أى أنها تتبع في نموها دورات سنوية تبدأ بتفتح البراعم في الربيع وتنتهي بسكون النبات وتساقط أوراقه ثم تعاود النمو في الربيع التالي وتستمر على هذا المنوال لعدة سنوات.

إن الأشجار المتساقطات تتداخل فيها دورات النمو مع دورات التزهير سنوياً ويعمل النبات دائماً على التوازن بين الهرمونات الزهرية وهرمونات النمو الخضري حيث أن اختلال هذا التوازن يؤدي إلى الوصول إلى مرحلة الشيخوخة بسرعة وهي المرحلة النهائية من عمر الشجرة وفيها يقل النمو الخضري والزهري والثمري وقد ثبت أن حمض الأبسيسيك ABA يزداد في هذه المرحلة كما وجد أن الأشجار المتساقطة المطعومة على أصول مقصره تصل إلى هذه المرحلة في فترة أقصر من المطعومة على أصول منشطة ، كما إن الزراعة في تربة غير ملائمة أو بيئة غير مناسبة وسوء عمليات الخدمة والتقليم وعدم التوافق بين الأصل والطعم يؤدي إلى سرعة الوصول إلى هذه المرحلة .

## سكون البراعم في النباتات المعمرة :

خلال دورة حياة النبات يتوقف النبات أحياناً عن النمو مؤقتاً رغم نشاطه الأيضي الحيوي لكن بمعدلات دنيا لدرجة قد يصعب معها قياسها ، وقد أستخدم العلماء مصطلح السكون Dormancy لوصف توقف نمو البراعم على الأشجار أو توقف استئناف نمو الجنين وهو ما يعرف بالسكون. قد يكون توقف النمو المؤقت نتيجة الظروف البيئية الغير مواتية للنمو مثل ظروف الجفاف أو لعدم الظروف الملائمة لنمو البراعم حيث أنها تحتاج إلى ظروف خاصة من الضوء والحرارة خاصة للأشجار المتساقطة الأوراق والذي ينظم فيه السكون عن طريق التآقت الضوئي والحراري

ولكن هناك فرق بين توقف النمو نتيجة عامل بيئي أو أكثر غير ملائم وبين التوقف عن النمو أو السكون الناشئ عن عوامل داخلية Internal limitation وقد اتفق العلماء على أنه إذا كانت الظروف المؤدية الى إيقاف النمو ظروف خارجية فيطلق علي هذه الحالة الكمون Dormancy ، اما اذا كانت الظروف متعلقة بالعضو النباتي فيسمى ذلك فترة الراحة الداخلية Endogenous Rest Period .

يحدث الكمون على مستوى الجينات بأبطال مفعول بعضها ويؤثر في ذلك فترات الاضاءة وبرودة الشتاء وبعض الهرمونات ، ويساعد في فهم الكمون معرفة ميكنة التحكم الوراثي في النمو والتطور ويعتبر سكون البذور والابصال والدرنات والحشرات من الاشكال المشابهة لكمون الاشجار .

ونظرا لأن معظم النباتات لا تستطيع البقاء على قيد الحياة تحت ظروف الشتاء الباردة في حالة خضرية أو زهرية لذلك تلجأ عديد من النباتات الى الدخول براعما وبذروها في طور السكون مع بداية الشتاء البارد للمرور خلال الشتاء وبدون ضرر على حياة النبات . وفي المناطق الجافة تنمو النباتات خلال فترات سقوط الامطار القصيرة نسبيا وتظل البذور ساكنة لا تنبت حتى يتهيأ لها فرصة جيدة للبقاء والحياة وذلك عند هطول الامطار بالقدر الكافي والسؤال كيف يمكر الله لها ؟ ذلك بأن يكون سبب سكون البذور لمثل تلك البذور هو وجود مواد كيميائية مانعة للانبات على سطوح تلك البذور وعند غسلها بماء المطر الوثير يزال سبب المنع فتنبت البذور لتجد التربة مبنلة بالقدر الكافي لنمو جذور البادرات وبسرعة حتى تصل الى مستوى الماء الأرضي فتتحمل بعد ذلك الجفاف اعتمادا على الماء الأرضي ، وسكون البذور قد يلائم الانسان ليتمكن من حصر البذور وتخزينها فترة ملائمة لحين استخدامها او لحين زراعتها مرة اخرى .

## سكون البراعم فى النباتات العشبية :

يعتبر سكون براعم درنات البطاطس من الأمثلة الجيدة لسكون البراعم فى النباتات العشبية حيث أن الدرنات هى عبارة عن ساق أرضية متحورة متشعبة لحمية تحتوى على براعم فى أماكن يطلق عليها العيون وتكون البراعم ساكنة وهى ليست بسبب السيادة القمية لأن كل برعم يظل ساكنا حتى تتعرض الدرنات للتخزين الرطب على درجة ٢٠ °م أو التخزين الجاف على درجة ٣٥ °م لينتهى السكون . ويبدو هنا أن الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير على السكون .

وقد درست عدة محتاثات على كسر سكون البراعم بدرنات البطاطس مثل ٢ كلورو ايثانول والثيوريا والجبرللينات ، كما اقترح أن المعاملة بأثيلين كلورو هيدرين تسبب كسر سكون الدرنات نتيجة اسراعها فى تمثيل الاحماض النووية . وقدمت عدة اقتراحات فى تفسير دور كاسرات السكون لدرنات البطاطس ولكن على الأرجح يبدو ان عمل معظم الكاسرات مثل ٢ كلورو ايثانول والجبرللينات يرجع الى منع او تثبيط الكايج الذى ينتجة الجين المنظم والذى من شأنه فتح الجينات التركيبية المسؤولة على انتاج الانزيمات الخاصة بخروج البراعم من السكون وبداية نموها .

## تتابع النمو ومراحل الكمون :

يتبع النمو والكمون مراحل حيث يتدرج النبات فى الدخول من مرحلة الى اخرى فلا تحدث الظاهر الفسيولوجية فجأة وفى حالة النمو والكمون تتبع تلك المراحل :

### ١- مرحلة النمو : The steady state condition of growth

فيها يزداد نمو الاشجار ويحدث استطالة وانقسام الخلايا للنموات الخضرية الحديثة وكذلك الاوراق ، ثم خروج النموات الزهرية وتكون الثمار واثائها يحدث استطالة لسلاميات النموات الخضرية ونضجها وكذلك اكتمال نمو ونضج ثمارها .

### ٢ - مرحلة الحث على الدخول فى طور الراحة : Rest induction

هى المرحلة التى تقترب الأشجار من الدخول فى السكون فيقف النمو نسبيا كما يبطئ تكوين السليولوز ويسرع تكوين الجنين ويتجمع النشا والدهون فى أنسجة التخزين وتتمو البراعم متخذة شكل القبة ، فى تلك المرحلة يتأثر النبات بقصر النهار فيتكون فيها بعض المواد الغير ثابتة فى الظلام فى الأوراق المسنة وتنتقل الى القمم المرستيمية فتؤدى الى ايقاف بنائها بأستعمال وميض من الضوء يقطع الظلام فيعمل بذلك عمل النهار الطويل فى استمرار النمو وقد اتضح أن ادراك الحث الضوئى Perception of light stimulus يتم فى الأوراق فهى العضو المستقبل للحث الضوئى فى تأثيرة على سكون البراعم . الا أنه وجد فى بعض النباتات أن غياب الأوراق لا يعيق تلك النباتات على ادراك التآقت الضوئى وقد استقبل التأثير الضوئى فيها الحراشيف البرعمية Bud scales وكان الفيتوكروم هو للمستقبل الكيميائى الذى يقود الى انتاج الهرمونات المحثة للسكون ، فقد صاحب تعريض النباتات المتساقطة الأوراق للنهار القصير بشكل متوازى الزيادة فى معدلات المثبطات الهرمونية فى البراعم والاوراق مثل حمض الأبسيسيك وأن نمو البراعم لا يبدأ من جديد الا بعد هبوط مستواها مرة اخرى او التغلب عليها بأضافة هرمون مضاد مثل  $GA_3$ .

### ٣ - مرحلة السكون الحقيقى : Mid = Main = True Dormancy

وهى مرحلة السكون الحقيقية أو الرئيسية الغير رجعية وتصبح المواد المانعة للنمو فى حالة ثابتة ويكون النبات فى حالة عدم نشاط والامتصاص معدوم فى الجنور .

### ٤ - مرحلة ما بعد السكون العميق : Post dormancy

فيها يزداد تركيز منشطات النمو ويزداد معدل التنفس وتستقبل الأوراق الحرشفية التى تحيط بالبراعم تأثيرا منشطا للضوء لتبدأ البراعم فى التفتح فتخرج النموات الخضرية الحديثة والنموات الزهرية مع بداية الربيع وارتفاع درجة الحرارة وطول النهار وبذا يكون النبات خرج من طور السكون .



وعلى ذلك فالكمون يبدأ بمرحلة حث على الكمون فتحدث أولا تغيرات فسيولوجية غير مرئية على النبات تتعلق بعمليات الأيض حيث تتكون هرمونات أو تنشط هرمونات التي تساعد في إنتاج الأنزيمات المحللة للسليلوز والبكتينيز اللذان يعملان على تحلل الصفیحة الوسطى بمنطقة الانفصال عند قاعدة أعناق الأوراق وتنقل المواد الغذائية وتهاجر العناصر من الأوراق الى الأجزاء المستديمة بالشجرة أى الى الجذوع والأفرع والجذور ، ثم تسقط الأوراق وتغلف الأوراق الحرشفية ذات الأوبار الصوفية البراعم وكأنها البستها المعاطف الواقية من برودة الشتاء القارصة والمتوقعة حينئذ تكون الأشجار قد تمت استعدادها لمواجهة الشتاء وقادرة على مقاومة البرد وتحملته وتظل كذلك حتى تستوفى احتياجاتها من الحرارة المنخفضة لتخرج تدريجيا من السكون .

### سلوك أجزاء الشجرة المختلفة اثناء فترة الراحة :

تظهر هذه الحالة رئيسياً في البراعم . ويفترض Chandler أن المؤثر الذي يسبب هذه الحالة يبدأ ظهوره في الأجزاء القاعدية من الأفرع ثم ينتقل ببطء إلى أعلا القمم الميرستيمية الموجودة على تلك الأفرع ويسبب دخولها في طور الراحة فقد لاحظ انتقال المؤثر من الفرع الذي لم يتعرض لاحتياجات البرودة اللازمة إلى الأقسام المطعومة عليه وسبب توقف نموها بالرغم من أن الأقسام كانت قد استوفت احتياجات البرودة اللازمة لإنهاء دور الراحة في براعمها قبل تطعيمها والجدير بالذكر أن دخول البراعم في طور راحتها لا يعني سكون جميع أجزاء النبات حيث أن الجذور و الثمار تستمر في نموها في أواخر الصيف عندما تكون البراعم قد دخلت راحتها . كما يجب ملاحظة أنه بينما تكون العلامات الظاهرية الدالة على حدوث النمو غير موجودة خلال دور الراحة إلا أن العمليات الحيوية الهامة الأخرى اللازمة لبقاء النبات تكون نشطة .

### انواع السكون :

وقد قسم السكون إلى ثلاثة أنواع هي :

**السكون الداخلي : Endodormancy** هو حالة السكون التي تنشأ نتيجة لوجود مسبب للسكون داخل البرعم نفسه (العضو نفسه) وقد كان يشار إلى هذه الظاهرة فيما سبق بدور الراحة الشتوية.

**السكون المتلازم : Paradormancy** ينشأ هذا السكون في بعض الحالات نتيجة لإشارة تنشأ من عضو آخر وتأثر على البرعم المعني فيمكن اعتبار السيادة القمية والتي فيها يؤدي وجود برعم في طرف الفرع إلى عدم نمو البراعم الجانبية حالة من حالات السكون المتلازم كما أن السكون الناشئ من وجود الحراشيف حول البراعم سكون متلازم أيضاً .

**السكون البيئي : Ecodormancy** : ينشأ السكون البيئي نتيجة لوجود ظروف بيئية محيطة بالنبات تمنع من نمو البراعم بالرغم من أن عدم وجود أي سكون داخلي فيها ، فنشاهد عدم نمو البراعم في التفاح و الكمثرى في أواخر الشتاء بعد انتهاء السكون الداخلي بها نتيجة من عدم توافر الكمية الملائمة من الحرارة اللازمة لتفتح البراعم ويعتبر في ذلك الوقت سكوناً بيئياً .

#### التمييز بين دور الراحة وحالات السكون :

مما سبق يتضح بأن دور الراحة يتميز بما يلي :-

١- ظهوره في براعم الأشجار المتساقطة في فترة معينة غالباً ما تكون أثناء الخريف والشتاء .

٢- حدوثه لأسباب فسيولوجية داخلية تتحكم في ظهورها العوامل الوراثية الخاصة بالنوع .

٣- حدوثه بالرغم من توفر الظروف البيئية الملائمة للنمو وهذه العوامل قد تؤثر في ميعاد حدوثه .

٤- وجوب تعرض براعم الأشجار المتساقطة الأوراق التي دخلت في دور الحرارة للجو البارد أثناء الشتاء لفترة معينة تختلف حسب النوع والصنف وبعض العوامل الأخرى وذلك حتى يزول المسبب لحدوث هذه الحالة والذي يعتقد بأنه وجود مواد مانعة للنمو في البراعم وبذا تكون البراعم مستعدة للخروج بحالة نشطة عند دفء الجو في الربيع.

أما حالات السكون فهي غالبا ما تنشأ نتيجة لعدم ملائمة أحد العوامل البيئية المحيطة بالنبات كموامل الجو و التربة ، ولو أنها قد ترجع إلى أسباب داخلية كما في حالة السيادة القمية.

هذا وقد يتداخل حدوث دور الراحة مع حالات السكون فمثلا تكون براعم أشجار بعض الأنواع المتساقطة الأوراق في المناطق الشمالية الباردة في حالة سكون أثناء الصيف بعد تكونها بتأثير فعل الأوكسين من القمم الطرفية. هذا بينما تكون في حالة عدم نشاط في أواخر الصيف وخلال الخريف وجزء من لشتاء نتيجة لوجودها في دور الراحة. وعادة ما تستوفي البراعم احتياجاتها من البرودة اللازمة لإنهاء دور راحتها قبل نهاية فصل الشتاء بوقت ما إلا أنها تبقى ساكنة لعدم توفر الظروف البيئية الملائمة وبذلك تنتقل البراعم من دور الراحة الى حالة سكون ناتجة عن تأثير برودة الجو التي تمنع استئناف النمو وتنتهي حالة السكون هذه وتتفتح البراعم عند دفء الجو في الربيع.

## كيفية تفاعل البيئة مع الجهاز الخلوى :

تتفاعل البيئة مع الجهاز الخلوى عن طريق صبغة الفيتوكروم Phytochrome فهي الميقاتى الذى يقيس طول الفترة الضوئية عن طريق صورتيه P<sub>FR</sub>، P<sub>R</sub> ففي نهاية موسم النمو وبداية الخريف حيث تنخفض درجة الحرارة ويقل طول النهار يستقبل هذا المؤثر صبغة الفيتوكروم ثم تنقل هذه المعلومات عن طريق هرمونات خاصة فتؤدى الى انتاج الانزيمات المحللة لتكون منطق الانفصال وعند نهاية طور السكون وبداية موسم النمو وعندما ترتفع درجة الحرارة ويطول النهار وعن طريق نفس الجهاز الذى يتحكم فى قياس طول فترة الاضاءة اليومية تتكون المواد المنشطة الهرمونية بنفس الكيفية والمستقبل هنا هى الاوراق الحرشفية فتخرج البراعم من السكون .

## بداية السكون واستمراره :

يهتمنا فى هذا المجال السكون الداخلى فى غالبية الأحوال والسكون المتلازم فى البعض الآخر وقد أوضحنا فى بداية هذا الفصل أن السكون الداخلى يبدأ فى الحدوث عند الدرجة ١٨٠° من دورة النمو السنوية ويجدر بنا أن نعلم متى تحدث هذه الدرجة؟ وعموماً فإن تاريخ حدوثها يختلف حسب الأنواع والأصناف والأصل المطعوم عليه الأشجار وهى تكون محصلة لعدد كبير من العوامل الجينية كما أن حالة نمو النبات و تساقط أوراقه ومستواه الغذائي قد يؤثر تأثيراً كبيراً فى هذا الموعد . وقد أثبتت الدراسات أن هذا السكون الداخلى يحدث فى أصناف التفاح التى تتجح فى مصر مثل الآنبا فى منتصف ديسمبر فى حين أن الأصناف التى لا تلائمها الظروف الجوية فانه يبدأ فى الحدوث فى أوائل فبراير . وتختلف فترة السكون الداخلى فى الطول وتبقى مستمرة ولا تنتهي إلا إذا ما توفرت عوامل أو حدث ما يؤدي إلى انتهاء مسبب السكون الداخلى فى المتساقطات . توفر كمية مناسبة من البرودة فى الشتاء " حيث أن هذه البرودة تؤدي إلى حدوث تغيرات داخل البرعم سواء تغيرات فيزيائية مثل التغير فى الماء الحر والماء المرتبط فى البرعم أو تغيير فى المواد الكيميائية الداخلية أو

زيادة منشطات النمو كالجبرلينات وقلة المثبطات مثل (حمض الأبسيسيك) أو النسبة بينهما أو نتيجة للتحويل الغذائي للبرعم أو نشاطه الإنزيمي مما يسمح بنموه.

أسباب حدوث دور الراحة في براعم الأشجار المتساقطة الأوراق :

أجريت الكثير من الأبحاث في محاولة لمعرفة سبب أو أسباب حدوث الراحة كما أعطيت الكثير من التفسيرات لحدوث هذه الحالة منها :-

أولاً : التغيرات الكربوهيدراتية : ربط بعض العلماء أسباب الكمون بوجود تغيرات في المواد الكربوهيدراتية في أنسجة النبات حيث أنه في فترة النمو يتراكم النشا وعند انخفاض درجة الحرارة يبدأ تحول النشا الى سكر فيتراكم في الشتاء بقدر كافى لدفع النبات لبدء النمو والنشاط ويعمل على انتهاء طور الراحة الداخلى .  
تم الاعتراض على تلك النظرية حيث أنه وجد أن أى نسيج لا يخلو من السكر تماماً سواء كان في فترة النمو أو في السكون ولا يمكن منع دخول البراعم في طور السكون بمعاملة القمم النامية بمعاملة تزيد من نسبة السكر الذائب .

ثانياً : تأثير الأوكسين الطبيعي : يربط الكثيرون بين حدوث دور الراحة وبين كمية الأوكسين الطبيعي في البراعم فمن المعروف أن للأوكسين تأثير مزدوج على نمو البراعم فبينما تشجع التركيزات المنخفضة منه نمو البراعم ، تعمل زيادة تركيزه على وقف نموها . و إزاء ذلك اختلفت الآراء حول الدور الذي يلعبه الأوكسين الطبيعي في حدوث دور الراحة إلا أنها انحصرت في الاتجاهات التالية:-

أولاً : يعتقد البعض أن زيادة تركيز الأوكسين في البراعم هي السبب في حدوث دور الراحة كما يحدث في حالة السيادة القمية . فقد لوحظ ان زيادة تركيز الأوكسين الكلي Total Auxin (الحر والمرتبط) في براعم الكمثرى والنفاح أثناء دور الراحة و تتناقصه قرب نهاية هذا الدور وبالعكس من ذلك توجد أدلة كثيرة تشير إلى خطأ الرأي السابق فقد ثبت أن البراعم لا تحتوي

أثناء دور الراحة إلا على كمية صغيرة جداً من الأوكسين الحر Diffusible or Free Auxin لا يمكنها أن تسبب منع النمو . و في حالات كثيرة لم تلاحظ زيادة الأوكسين القابل للانتشار في البراعم إلا قبيل تنبّه البراعم بوقت قصير فند لاحظ Skoog & Bennett سنة ١٩٣٨ عدم وجود الأوكسين القابل للانتشار في البراعم الساكنة لكل من الكريز والكمثرى . يتعرض البراعم للبرد تتكون بها بلادات الأوكسين Auxin Precursor ، ثم يبدأ ظهور الأوكسين نفسه تدريجياً بعد ذلك ، و كان ظهوره مصحوباً بانتهاء دور الراحة . و تتفق هذه النتائج مع ما ذكره Bonner & Thimann سنة ١٩٣٨ من أن نمو البراعم يكون مصحوباً بزيادة كبيرة في كمية الأوكسين و أن زيادة البراعم في الحجم عند نموها ينتج عن كبر حجم الخلايا الذي يكون محكوماً بتأثير الأوكسين .

ثانياً : فسرت الظاهرة على أن النباتات تتأثر بأنخفاض درجة الحرارة عند بداية الشتاء ونهاية الخريف وكذلك تتأثر بقصر طول النهار فتتكون مواد معيقة للنمو في الأوراق المسنة على الأشجار تلك المواد تعمل على تضاد فعل منشطات النمو الهرمونية مثل الأوكسين والجبرلين ، أو أنه خلال موسم النمو تتكون مثبطات النمو بكميات ضئيلة لكنها تتراكم الى أن تصل الى التركيز الفسيولوجي المؤثر واللازم لحدوث السكون وذلك في نهاية موسم النمو ثم بتأثير برودة الشتاء تنكسر المواد المثبطة لتصل الى التركيز الأقل من التركيز الفسيولوجي وفي نفس الوقت تزداد لهرمونات المنشطة الدافعة للنبات على الخروج من السكون واستئناف النمو الخضري والزهرى .

### احتياجات البرودة للفواكه المتساقطة وأثرها في تجديد مناطق زراعتها :

يحدد توفر أو عدم توفر احتياجات البرودة للأنواع المتساقطة الأوراق التي يمكن زراعة هذه الأنواع فيها بنجاح فتححتاج بعض أنواع الفواكه المتساقطة الأوراق مثل التفاح والكمثرى والكريز والخوخ والبرقوق الأوربي والجوز لفترة طويلة من الجو

البارد أثناء فصل الشتاء لإنها الراحة في براعمها، ولذلك لا تجود زراعتها في المناطق الواقعة بين خطى عرض ٣٣° شمالاً وجنوباً والتي تتميز بالشتاء الدافئ إلا إذا كانت المنطقة مرتفعة إرتفاعاً كافياً لتوفير احتياجات البرودة. فالمعروف أن كل إرتفاع مقداره ١٦٥م عن سطح البحر يعوض خطأً من خطوط العرض. كما أن كل إرتفاع قدره ١٠٠ متراً ينتج عنه انخفاض في درجة الحرارة مقداره درجة فهرنهايت. هذا بينما تتميز بعض الأنواع كالعنب والتين والرومان بقلّة احتياجاتها للبرودة شتاءً بدرجة كبيرة مما ساعد على زراعتها بنجاح في المناطق المعتدلة الدافئة والتحت استوائية.

### كيف تتحمل النباتات برودة الشتاء ؟

وجد أن النباتات خوفاً على النموات الخضرية الحديثة من برودة الشتاء فانها تدفعها للسكون حتى لا تخرج تلك النموات الرقيقة فتؤذى بالبرودة وكذلك تحمي النباتات براعمها الساكنة بألباسها معاطفها الصوفية التي تكون على هيئة أوراق حرشفية وبرية ، ثم تسقط الأشجار ما تبقى عليها من نموات بتكوين منطقة الانفصال عند قواعد الأوراق والأزهار والثمار المتبقية على الشجرة في نهاية الخريف . عندئذ لا يبقى سوى الأجزاء الرئيسية من الشجرة والتي تقوم بحمايتها بأحداث عديد من التغيرات الأيضية التي من شأنها حماية الماء داخل هيكل النبات الاساسى وذلك بتحويل الماء داخله الى ماء مرتبط والذي من خصائصه عدم تجمده على درجة الصفر المئوى وبذلك تحمي الخلايا من تجمد مائها والحفاظ على أغشيتها من التمزق . وتلك هي أهم العمليات الأيضية التي يحدثها النبات لمواجهة بها برودة الشتاء .

ماذا يحدث لو زرع نبات ما في منطقة لا يستوفى فيها احتياجاته من البرودة ليخرج من طور الراحة ؟

\* تأخير البراعم في التفتح مما يعرضها لشدة الحرارة صيفاً فيقل المحصول حتى إذا عقدت الثمار فانها تتأخر في النضج وتكون الثمار اقل جودة .

- \* جفاف تدريجي للنبات حيث تقل كمية النموات الخضرية وقد تصاب الأشجار بلفحة الشمس أو ضربة الشمس .
- \* قد يؤدي عدم توفر Chilling requirement عدم نمو الأعضاء الزهرية (تكون أزهار ناقصة احد الأعضاء الأساسية ) كما يحدث في المشمش مما ينعكس على المحصول بالنقص .
- \* التأخير في الخروج من طور الراحة يتبعه تأخير في الدخول في طور الراحة في العام التالي فينشأ عن ذلك خلل فسيولوجي ينتج عنه ضعف تدريجي يؤدي الى الموت .
- \* زيادة النفقات لاستعمال الكيماويات اللازمة للمساعدة على خروج البراعم (كاسرات السكون) من طور السكون مثل تعريض النباتات للأثير أو الكلوروفورم أو الأثيلين أو رش البراعم بالزيوت المعدنية مثل زيت الكتان ٢ - ٥ % أو الرش GA بتركيز ١٠٠ - ١٠٠٠ جزء في المليون أو استعمال الثيوبوريا أو الدورمكس ٠٠٠٠ الخ .

### كسر السكون بالمعاملات الصناعية :

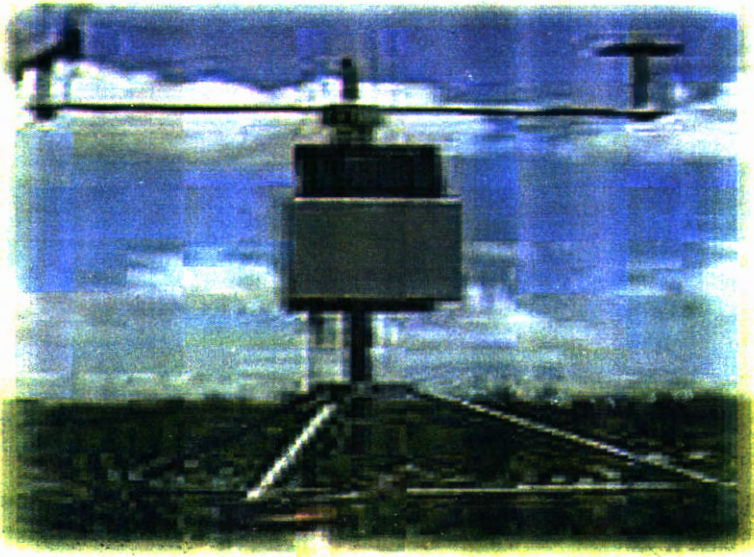
- ١- استخدام المواد الكيميائية: عمل الكثير من الباحثين من بداية القرن في محاولة التغلب على السكون الشتوي للأشجار المتساقطة في المناطق الدافئة الشتاء والتي لا يتوفر فيها البرودة المطلوبة وذلك للمساعدة على إنهائه في الموعد المناسب وانتظام تفتح البراعم في الربيع وتقصير فترة التفتح وقد أدت كثير من هذه المعاملات على نجاح كبير في الأصناف المتوسطة الاحتياج للبرودة.

أول ما استخدم في هذا المجال هو رش الزيوت المعدنية بتركيزات تتراوح من ٤ - ٢ % في الشتاء ثم استخدمت هذه الزيوت مخلوطة ببعض المركبات مثل مركبات لدائيترو (مثل زيت اليونيفيرسال والكفروسال ثم استخدمت مركبات الثيوبوريا أو



نترات البوتاسيوم بتركيزات مختلفة ومركب الثيووريا هو أحد مركبات اليوريا والذي يستخدم بتركيز حوالى ٠.٠٥ % فى حين أن مركب نترات البوتاسيوم فيستخدم بتركيز ١ % وهو يعتبر من المواد المتفجرة والذي يستعمل باحتراس كما أنه يمكن استخدامها كمخلوط من مادتين بمعزدها أو مع زيت معدني بتركيز ضئيل للحصول على نتائج طيبة فى بعض الحالات. استخدم فى الفترة الأخيرة فى غالبية البلدان الدافئة الشتاء مركبات جديدة من أهمها مادة سيناميد الهيدروجين " $H_2CN_2$ " والذي يباع تجارياً تحت اسم (دورمكس) بنسبة تتراوح بين ٢ - ٤ % . كما جرب أيضاً مادة Thidiazeron (الثايدوزرون) بتركيزات ضئيلة.

٢- إسقاط الأوراق صناعياً: لا تتساقط أوراق المتساقطات فى المناطق الدافئة غالباً بل يتأخر سقوطها حتى بداية الشتاء وقد وجد فى حالة الشتاء الدافئ جداً بقاء الكثير من الأوراق ملتصقاً بالأشجار حتى بداية الربيع. وقد أثبتت التجارب أن بقاء الأوراق على الأشجار يؤخر من بدأ السكون الداخلي للبراعم وبالتالي يؤجل نموها فى الربيع. وقد أجريت تجارب عديدة فى كثير من البلدان بإسقاط الأوراق صناعياً فى أواخر الخريف وقد ثبت أن الإسقاط اليدوي الصناعي ليس له تأثير على عملية السكون فى حين أن الإسقاط باستعمال المواد الكيميائية مثل سيناميد الهيدروجين (الدورمكس) أو الإيثيفون أو مركبات النحاس أو اليوريا له تأثير فعال بدرجة كبيرة.



٣- تعطيش الأشجار : وجد من البحوث المبدئية والملاحظات الحقلية أن إعطاء الأشجار حاجتها الكاملة من الماء في الخريف والشتاء يؤخر من استغراق براعمها في السكون الداخلى وينصح حالياً بمنع الري في الأراضي التي تروى بالغمر مبكراً أما التي تروى بالتنقيط فتعطى الحد الأدنى للماء الذى يبقى على حياة الأشجار خلال الخريف والشتاء.

٤- التقليم : سبق أن أوضحنا أن سكون الكثير من البراعم فى أصناف التفاحيات قليلة الاحتياح للبرودة هو سكون متلازم ينتج من وجود البراعم الطرفية على الأفرع. وإن إزالة البرعم الطرفى من الأفرع عمر سنه فى التفاح (Anna) يؤدى إلى كسر سكون البراعم التى تالية مباشرة إلا أنها لا تؤثر على البراعم التى تقع أسفل هذا البرعم لأنه يؤثر عليها نفس تأثير البرعم الطرفى وبذلك فالتقليم مفيد فى المساعدة على خروج البراعم من السكون .

## تفتح البراعم Bud burst :

تبدأ البراعم في التفتح في بداية الربيع إذا انتبت حالة السكون بها وتوفرت لها الظروف الجوية اللازمة للنمو ومن أهم هذه الظروف هي توفر كمية كافية من الحرارة لتساعد على حدوث التفاعلات الكيميائية التي تؤدي إلى تكوين المواد اللازمة للنمو.

وتحسب كمية الحرارة بطرق مختلفة وأكثر الطرق استخداماً الآن هي الطريقة التي تعرف بطريقة حساب درجات النمو بالساعة (Degree Growing (GDH Hours وعند استخدام هذه الطريقة تحدد درجة الحرارة التي يبدأ عندها النمو وتحدد غالباً في التفاح مثلاً بدرجة  $0.4^{\circ}\text{C}$  ثم يتم الحصول على درجات الحرارة السائدة في المنطقة كل ساعة خلال الفترة من انتهاء السكون الداخلي حتى تفتح البراعم ويقدر GDH طبقاً للمعادلة الآتية :  $\text{GDH} = \text{مجموع (درجة حرارة الساعة - درجة بدء النمو)}$ .

وعموماً فكلما توفرت كمية الحرارة المطلوبة في منطقة ما بسرعة.. كلما كان التفتح أكثر تبكيراً بشرط انتهاء السكون الداخلي ولذلك فإن الذي يحدد التبكير أو التأخير في التزهير ليس السكون الداخلي وكمية الحرارة اللازمة للتفتح بمفردهما على ذلك فإن موعد بدء تفتح البراعم والتزهير يختلف من موسم لآخر طبقاً للظروف الجوية السائدة واختلاف الصنف ومدى احتياجاته للبرودة وتوفر الظروف الحرارية المناسبة.

## بعض العوامل الأخرى التي تساعد على إنهاء السكون :

- الضوء : هناك عوامل أخرى تساعد على إنهاء السكون الداخلي منها الضوء حيث أن طول فترة النهار تؤثر على فترة السكون وقد ثبت أن البراعم تبدأ سكونها الداخلي عندما يقصر النهار كما أن زيادة طول النهار تساعد على كسر السكون في الربيع.

- الأمطار: تدل الأبحاث الحديثة على أن هطول الأمطار في الشتاء يساعد على كسر السكون وقد ثبت ذلك من تجربة أجريت على الكمثرى البارثلتي، تفاح استارك كريمسون ومن المحتمل أن ذلك يحدث نتيجة لإذابة مادة مانعة للنمو توجد داخل البراعم أو حراشيفها تذوب في الماء.

- الحرارة : يعتبر انخفاض درجة الحرارة أثناء فصل الشتاء عاملاً أساسياً في إنهاء دور الراحة في براعم الأشجار المتساقطة الأوراق. وقد لوحظ أن تأثير درجات الحرارة المنخفضة يكون مقصوراً على الانسجة المعرضة للجو البارد فقط، فعندما وضعت شجرة Blueberry داخل صوبة مدفأة أثناء فصل الشتاء وعرض أحد فروعها للجو البارد خرج الصوبة نمت البراعم الموجودة على هذا الفرع في أوائل الربيع بينما ظلت باقى براعم الشجرة ساكنة. هذا وقد ذكر العالم Chandler أن لارتفاع درجة الحرارة ارتفاعاً غير عادي إلى حوالي ١١٣ ف في أواخر الصيف والخريف أثر في إنهاء حالة الراحة. فقد لاحظ تزهير بعض أشجار التفاح في أحد المزارع في مدينة لوس أنجلوس بولاية كاليفورنيا بعد تعرضها لفترة من الجو الحار خلال الفترة الواقعة في أوائل شهر سبتمبر ، خاصة في الأصناف المعروفة باحتياجات البرودة القليلة.

- التظليل : ظهور الغيوم والضباب في المنطقة تؤثر على درجة حرارة البراعم وبذلك فهي تؤثر على احتياجات البرودة اللازمة لإنهاء دور الراحة. فعادة ما تكون درجة حرارة البراعم في المناطق ذات الشمس الساطعة أعلى نوساً عن درجة حرارة الجو المحيط بها، بينما لا يوجد هناك فارق في المناطق المظللة أو التي تكثر بها الغيوم والضباب. ولذلك يلاحظ عادة أن الأشجار الموجودة في الأماكن الأخيرة كثيراً ما تستوفي احتياجاتها بدرجة أسرع نوعاً عن أشجار نفس الصنف المجاور لها والمعرضة لأشعة الشمس المباشرة.

- الرياح : تساعد الرياح على زيادة النتج من الأنسجة النباتية مما يكون له أثر في خفض درجة حرارة البراعم وفي تقليل احتياجات البرودة اللازمة لها نوعاً .
- الليبيدات : أكتشف العلماء زيادة الأحماض الدهنية الغير مشبعة وذلك لزيادة نشاط لانزيمات Esterases وتغيرات في الأغشية الخلوية بما تحقوة من ليبيدات تغير من نفاذيتها فتؤدي تلك التغيرات في الأغشية الى اعادة توزيع الماء بين وداخل الخلايا مما يحافظ على انماء دون تجمد وهي من أساسيات تحمل البرودة .
- الكربوهيدرات : وجد أن توفر السكروز يكون حامياً Protectant ضد فعل التجمد المدمر لطبيعة البروتين Denaturation بالإضافة الى دورة كمنظم اسموزي Osmoregulators) ويسبب انحرار الجهد المائي ويعمل على ربط الماء binding Water وهو الضروري لتحمل البرودة . وقد وجد ان البرودة تنشط أنزيم الأميليز المحلل للنشا وان هذا الأنزيم لا يعمل تحت درجات حرارة الصيف .
- الأحماض النووية : تزداد الاحماض النووية خلال عمليات التقسية خاصة RNA وهي خطوة اساسية في ميكانيكية او آلية الحماية فقد اقترح Weiser & Li أن الزيادة في الأحماض النووية ترجع الى التغيرات الأيضية الخاصة بالأنزيمات اللازمة لتخليق المكونات الجدارية والتي تعتبر ذات أهمية في مقاومة درجات الحرارة المنخفضة .
- البروتينات : يبدو أن للبروتينات علاقة وثيقة بتحمل النبات للبرد وذلك من خلال الوظيفة المزدوجة للبروتين فهو يعمل كمنظم من خلال الأنزيمات ويعمل كواقى من خلال زيادة البروتينات الذائبة في القلف الحى والذي يساعد على تحمل البرد كما أظهرت الدراسات زيادة النشاط الأنزيمى للأنزيمات المحللة للبروتين في النباتات المقساء . ويظهر التخطيط التالى علاقة

الأنزيمات ونواتج التحليل الأيضي للمركبات وبين عملية مقاومة أو تحمل  
البرد .

حيث يتضح من التخطيط أن عملية التحفيز تتأتى عن طريق استقبال النباتات  
للتغيرات في الشدة الضوئية وانخفاض درجة الحرارة فيكونان عاملان مؤثران على  
النظام الجيني المعروف Gene on and off وتكوين mRNA ثم تخليق الجديد  
من البروتين الذى يكون منه الأنزيمات الهاضمة والتي منها المحلل للأوكسين الداخلى  
IAA والذي يؤدي تناقصه الى تناقص النمو الخضري وتوقفه ثم يتراكم السكرور  
وتحدث التغيرات الاسموزية فيترتبط الماء وتتغير الاغشية وتؤدي كل تلك التغيرات  
الى زيادة قدرة النباتات على مقاومة وتحمل البرد .

### تساقط الثمار Fruit drop "منعه او لحد منه " :

تساقط الثمار البذرية في فترات يقل فيها الامداد الأوكسينى من الأنسجة  
المختلفة المانحة للأوكسين بالبذرة فينخفض مستواه دون المستوى اللازم لاستمرار  
نموها .

فشل الازهار فى العقد : فشل الاجنة فى النمو يؤدي الى تساقطها ويزداد احتمال  
تساقط الثمرة كلما قل عدد البذور بها حيث يترتب عليه انخفاض المحتوى الأوكسينى  
لشجرة وبالتالي انخفاض قدرتها على المنافسة للحصول على المواد والعناصر الغذائية  
اللازمة لنموها اذ أن الافراز الهرمونى يحدث مناطق جذب لهذه العناصر .  
لذا تساقط الثمار يكون اما بعد العقد أو قبل الجمع والآخر أهم لما يحدثه من خسائر  
وكذلك لمحصول الثمار .

وقد رُفد أن تلك الأوقات تكون مستوى الأثيلين مرتفع والذي يسبب ضعف  
وتحسر الصفيحة الوسطى فتحدث منطقة الانفصال والذي يختلف مكانه باختلاف النوع  
لنباتى التابعة للثمرة فتتفصل ثمرة البرقوق بجزء من الحلق فى التساقط الأول أما

تساقط ما قبل الجمع فتتفصل بدون عنق أما الكريز فيحدث منطقة الانفصال أما بين عنق الثمرة وحامل الثمرات أو بين حامل الثمار والدابرة .

ويفترض تكون منطقة الانفصال بنشاط أنزيمى هادم لمحتويات جدر الخلايا مثل المواد البكتينية والسلولوزية والسكريات العديدة غير السلولوزية ويحدث هجرة لعنصر الكالسيوم والمغنسيوم من جدر الخلايا فى تلك المنطقة قبل أو عند نهاية الطور المؤدى للانفصال ولا يشمل هذا التغير الحادث فى منطقة الانفصال الخلايا الخاصة بالحزم الوعائية مما يجعل الثمرة ملتصقة دون انفصال فترة حتى تتمزق هذه الحزم طبيعياً Physically ويختفى البكتين سواء المثلى Methylated Pectins أو الكلى من خلايا الانفصال وتتلجن الخلايا فى أنسجة الثمرة عند منطقة الانفصال ويستمر بتقدم ظاهرة الانفصال حتى التساقط .

#### دور الأوكسين فى منع التساقط :

يمنع الأوكسين تكون وتخلق طبقات الانفصال ويرجع ذلك الى دورة فى منع تكوين الأنزيمات الهادمة للبكتين مثل Pectin methyl esterase وأيضا لدورة فى التدرج الأوكسينى Auxin gradient عند النهاية القمية للعنق Proximal end (اتصال العنق بالثمرة ) وقد أفادت تلك المعلومات فى منع التساقط باستعمال الأوكسينات .

استعمل Naphthalen acetamide بتركيز ١٥ - ٢٠ جزء فى المليون عند تساقط أول ثمرة تفاح ثم تكرار المعاملة حتى الجمع ويستعمل  $D^{-20.4}$  بتركيز ٨ - ١٠ جزء فى المليون لمنع تساقط ثمار الموالح " أبو سره " والتفاح والكمثرى . وقد وجد أن الرش البرتقال أبو سره قبل الازهار بستة اسابيع زاد الحجم وقل التساقط اى أن تأثير دام سبعة شهور .

أما عن دور الجبرلين فعند المعاملة بة على ثمار التفاح Red delicious فقد قل التساقط بنسبة ٢٠-٥٠ % وكانت المعاملة بعد ٦ اسابيع من تساقط البتلات

الزهريّة بتركيز ٢٥ - ١٠٠ جزء في المليون غير أن الجبرلين لم يعطى نتائج إيجابية  
 أخرى في منع تساقط كثير من الثمار للأشجار الأخرى .

B<sub>9</sub> أثر في منع التساقط أو التقليل منه بالفتح عند الرش به بعد ثلاث أسابيع من  
 التزهير وتساقط البتلات بتركيز ٢٠٥ جم / لتر .



## مراجع مختارة :

- 1- Alam, S. M. M.; Murr, D. P. and Kristof L. (1994): The effect of ethylene and of inhibitors of protein and nucleic acid syntheses on dormancy break and subsequent sprout growth. *Potato Res.* 37: 25-33.
- 2- Burton, W. G. (1952): Studies on the dormancy and sprouting of potatoes. III. The effect upon sprouting of volatile metabolic products other than carbon dioxide. *New Phytol.* 51: 154-162.
- 3- Coleman, W. K. (1987): Dormancy release in potato tubers: a review. *Am Potato J.* 64: 57-68.
- 4- Coleman, W. K. (1983): An evaluation of bromoethane for breaking tuber dormancy in *Solanum tuberosum* L. *American Potato Journal.* 60: 161-167.
- 5- Coleman, W. K. (1987): Dormancy release in potato tubers: a review. *Potato Research.* 14: 96-101.
- 6- Cvikora, M.; Sukhova, L. S.; Eder, J. and Korableva, N. P. (1994): Possible involvement of abscisic acid, ethylene, and phenolic acids in potato tuber dormancy. *Plant Physiology and Biochemistry.* 32: 685-691.
- 7- Denny, F. E. (1926a): Hastening the sprouting of dormant potato tubers. *Am. J. Bot.* 13: 118-125.
- 8- Denny, F. E. (1926b): Second report on use of chemicals for hastening the sprouting of dormant potato tubers. *Am. J. Bot.* 13: 386-396.
- 9- Destefano-Beltrán, L.; Knauber, D.; Huckle, L. and Suttle, J. C. (2006): Effects of postharvest storage and dormancy status on ABA content, metabolism, and expression of genes involved in ABA biosynthesis and metabolism in potato tuber tissues. *Plant Molecular Biology.* 10.1007/s11103-006-0042-7

- 10- Freyre, R.; Warnke, S.; Sosinski, B. and Douches D. S. (1994): Quantitative trait locus analysis of tuber dormancy in diploid potato (*Solanum* spp.). *Theor. Appl. Genet.* 89: 474-480.
- 11- Korableva, N. P.; Sukhova, L. S.; Dogonadze, M. Z. and Machackova, I. (1989): Hormonal regulation of potato tuber dormancy and resistance to pathogens. In J. Kredule, R. Seidlova, eds, *Signals in Plant Development*. SPB Academic Publishers, The Hague, pp 65-71.
- 12- Korableva, N. P.; Karavaeva, K. A. and Metlitskii, L. V. (1980): Changes of abscisic acid content in potato tuber tissue in the period of deep dormancy and during germination. *Fiziologia Rastenii*. 27: 441-446.
- 13- Lang, G. A.; Early, J. D.; Martin, G. C. and Darnell, R. L. (1987): Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience*. 22: 371-377.
- 14- Rappaport, L. and Wolf, N. (1969): The problem of dormancy in potato tubers and related structures. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23: 219-240.
- 15- Suttle, J. C. (1996a): Dormancy in tuberous organs: problems and perspectives. In GA Lang, ed, *Plant Dormancy: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. CAB International, Wallingford, UK, pp 133-143.
- 16- Suttle, J. C. (1996b) : Role of ethylene in potato microtuber dormancy (abstract no. 478). *Plant Physiol.* 111: S-116.
- 20- Suttle, J. C. and Hultstrand J. F. (1994) : Role of endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. *Plant Physiol.* 105: 891-896.

- 21- Van den Berg, J. H.; Ewing, E. E.; Plaisted, R. L.; McMurry S. and Bonierbale, M. W. (1996) : QTL analysis of potato tuber dormancy. *Theor. Appl. Genet.* 92: 317-324.
- 22- Wiltshire, J. J. J. and Cobb A. H. (1996): A review of the physiology of potato tuber dormancy. *Ann. Appl. Biol.* 129: 553-569.
- 23- Law, R. D. and Suttle, J. C. (2004): Changes in histone H<sub>3</sub> and H<sub>4</sub> multi-acetylation during natural and forced dormancy break in potato tubers. *Physiologia Plantarum.* 120: 642-649.
- 24- Bewley, J. D. (1997) : Seed germination and dormancy. *Plant Cell.* 9: 1055-1066.
- 25- Duran, J. M. and Retamal, N. (1989) : Coat structure and regulation of dormancy in *Sinapis arvensis* L. seeds. *J Plant Physiol.* 135: 218-222.
- 26- Gfeller, F. and Svejda, F. (1960) : Inheritance of post-harvest seed dormancy and kernel colour in spring wheat lines. *Can J Plant Sci.* 40:1-6.
- 27- Kelly, K. M.; Van Staden, J. and Bell, W. E. (1992): Seed coat structure and dormancy. *Plant Growth Regul.* 11:201-209.
- 28- Bone, M. (2003) : Germination of woody legumes from green seed. *Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 53-372.
- 29- Geneve, R. L. (1999) : Seed dormancy in commercial vegetable and flower species. *Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 49: 248-254.
- 30- McMillan Browse, P. (2001): The science behind seed propagation. *Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 51: 235-236.
- 31- Milligan, G. (1999) : Seed collection, treatment and storage. *Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 49: 114-115.

- 32- Munson, R. H. (2000) : Natural seed dispersal and its effects on germination Proc. Intl. Plant Prop. Soc. 50: 426-428.
- 33- Woodske, D.(1999) : Seeds and seedlings. Proc. Intl. Plant Prop. Soc. 49: 565-567.

الفصل الثالث عشر  
الشيخوخة في النبات  
*Senescence In Plant*

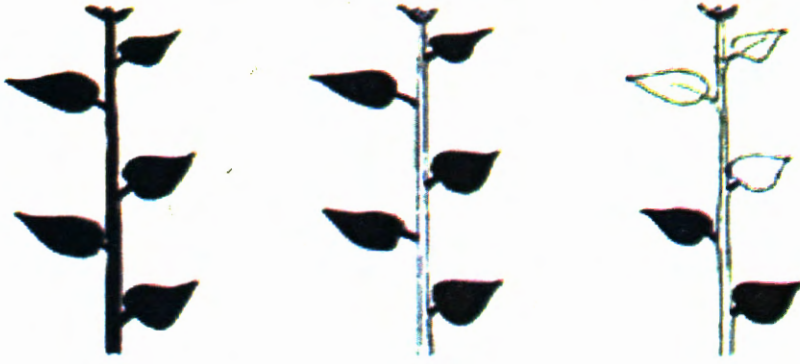


## مقدمة :

يلى طور النضج الثمرى طور الشيخوخة Ageing والذى ينتهى بنشاط بيو كيميائى ينتج عنه تحلل الأنسجة ثم الموت، وهى مرحلة أخيرة فى مراحل تطور أى عضو نباتى وهى كآى تغير فسيولوجى يطرأ على النبات يبدأ بسلسلة من التغيرات والعمليات الغير رجعية والتى تقود فى النهاية الى الموت والتحلل . والشيخوخة مثلها مثل أى عملية فسيولوجية تنظمها أنزيمات متخصصة يتحكم فيها ميكانيكية وراثية تحدث إما تدريجيا او قد تحدث بمعدل سريع جدا لذلك فهى تختلف من نبات لآخر .

يعتبر البعض أن الشيخوخة لا تأتى فجائية أبدا حيث إنها تأتى نتيجة تراكم تغيرات ليست فى صالح الكائن الحى مثل الطفرات الغير مرغوبة، وتغير نشاط الأغشية الخلوية وحدث نسخ خاطئ فى انقسام الخلايا يتجمع مع تقدم العمر ، ثم انخفاض فى معدل العمليات الفسيولوجية البائية وزيادة العمليات الفسيولوجية الهادمة .

تختلف أيضا أعضاء النبات الواحد فى مواعيد شيخوختها فتختلف شيخوخة الجذور عن شيخوخة باقى النبات أما فى النباتات الحولية فالموت يكون شامل للنبات كله فى وقت واحد، فى حيث نجد فى الأعشاب المعمرة والنّى لها أعضاء تخزين مثل الأبصال والكورمات والريزومات فان المجموع الخضرى هو الذى يصاب بالشيخوخة بعد تكون الأزهار والثمار الموسمى ثم تهاجر المواد الكربوهيدراتية والبروتينية بعد هدمها الى مواد بسيطة الى أماكن التخزين التى تزداد فى الحجم وتظل حية من اجل أن تعاود النشاط واعطاء مجموع خضرى مرة أخرى للموسم التالى . لذلك نجد أن هناك ارتباط بين النمو التكاثرى والشيخوخة فى النباتات العشبية ذات الحول الواحد حيث تشيخ الأوراق والسيقان أثناء نضج الثمار بينما تظل السوق والأوراق حية خضراء أثناء النضج فى النباتات المعمرة التى تزهر أكثر من مرة polycarpic ولكن يحدث أثناء نضج الثمار هدم للمركبات المعقدة فى الأوراق وانتقالها الى أماكن التخزين فى البذور والثمار أو السيقان ليبدأ بها الموسم الجديد من النشاط فى إنتاج النموات الخضرية والزهرية .



(الشكل ٢٢) : يوضح تدرج دخول النبات في الشيخوخة حيث تبدأ الشيخوخة في الأوراق الناضجة ثم تصل إلى شيخوخة كل الأوراق ثم يتبعها شيخوخة الأفرع ثم النبات ككل.

أهم مظاهر الشيخوخة :

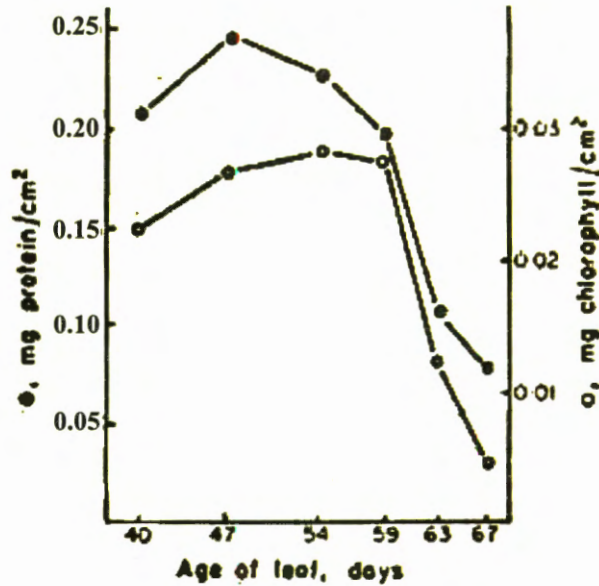
اصفرار الأوراق وتكسر الكلوروفيل مما يزيد من ظهور الصبغات الأخرى مثل الزانثوفيل والكاروتينات فتظهر الأوراق بألوان أخرى غير الأخضر مثل الأصفر والبرتقالي والأحمر .



من علامات الشيخوخة أيضا اختفاء الريبوزومات وتكسر الشبكة الاندوبلازمية وتهدم البلاستيدات فقد أشار Vicentini وآخرون سنة ١٩٩٥ إلى إن الهدم يتم عن طريق إزالة طرف جزئ الفيتول باستخدام أنزيم Chlorophyllase ثم إزالة ذرة



الماغنسيوم بواسطة إنزيم - Dechelataze Mg ثم تفتح حلقة البروفرين بواسطة أنزيم dioxgenase مع تدفق البروتين المرتبط والمتبقي من هدم الكلوروفيل ليذهب مع باقي المكونات الى الفجوات العصارية من أجل عمليات هدم مستقبلية كما يحدث اختفاء للميتوكوندريا. ثم هدم البروتينات ونقص محتوى الأوراق من الأحماض النووية الريبوزية وزيادة التنفس وبالتالي هدم الكربوهيدرات ويصاحب تحلل البروتين زيادة مستوى الأميدات والأمونيا بدليل استخدام الأحماض الأمينية في التنفس بعد نزع مجموعات الأمين وتحولها الى أمونيا واستخدام الأحماض العضوية الكيتونية في الأكسدة في دورة الأحماض الثلاثية.



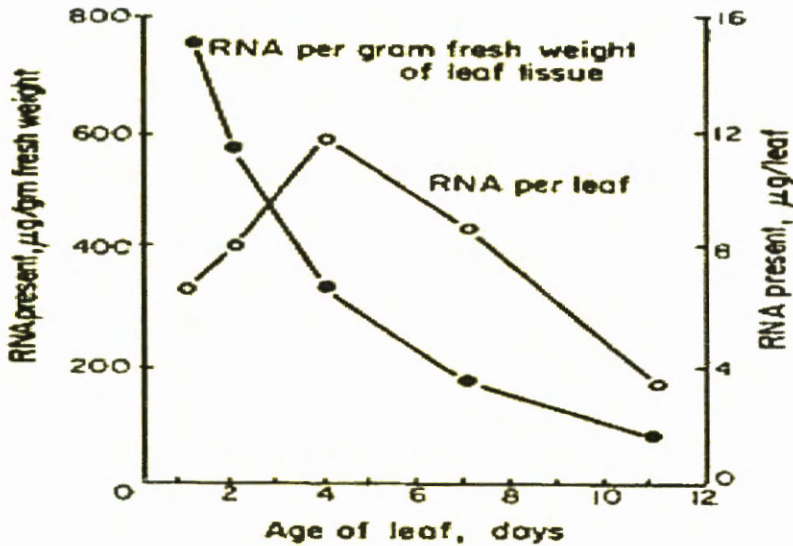
(الشكل ٢٣): يوضح انخفاض الكلوروفيل والبروتين مع تقدم الورقة في العمر .

من علامات الشيخوخة على التركيب الداخلي للخلايا هو انحلال الغشاء البلازمي الداخلي Tonoplast للفجوات العصارية و إبطال دور الفجوة وتدفق الأنزيمات المحللة يصاحب شيخوخة الأوراق ارتفاع مستوى حمض الأبسيسيك والذي يصاحب ذلك إغلاق الثغور وخروج أيونات الكالسيوم من الخلايا الحارسة.

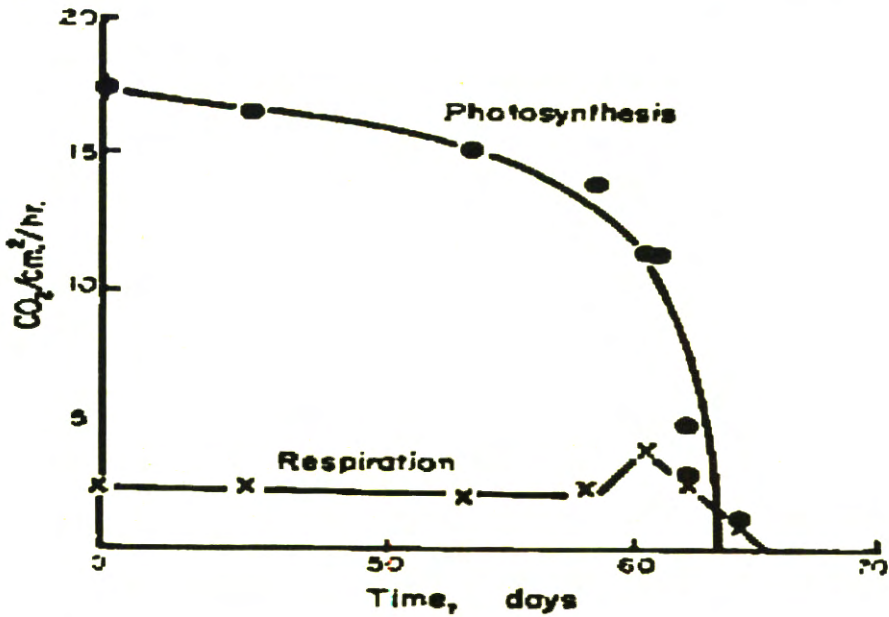
### ميكانيكية النضج والشيخوخة :

تعتمد ميكانيكية الشيخوخة أولاً على التنفس حيث أنه مصدر للطاقة اللازمة لأتمام التفاعلات الحيوية ثم بناء أنظمة أنزيمية جديدة التي تعمل على إحداث التغيرات اللازمة للنضج والشيخوخة ثم تكسر الخلايا وتحللها وموتها.

أما دور الهرمونات يكون على التأثير على تخليق الجديد من RNA تحت تأثير نظرية الهستون و التي تفترض أن البروتين الهستوني ينظم فعلها في كل مرحلة من كل المراحل ابتداءً من المراحل الجنينية حتى الموت فالمادة الوراثية DNA المسؤولة عن إنتاج RNA تثبط بأتحادها مع البروتين الهستوني وتنشط عن تحررها منه ويقع التنشيط والتثبيط تحت تأثير توازن هرموني وهذا التوازن يقع تحت تأثير توازن حيوى يخضع لتوازن بيئى.



(الشكل ٢٤): يوضح انخفاض الأحماض النووية من نوع RNA بتقدم الورقة وبداية الشيخوخة.



(الشكل ٢٥) يوضح انخفاض التمثيل الضوئي وارتفاع التنفس مع تقدم عمر الورقة وبداية الشيخوخة.

### تنظيم الهرمونات للشيخوخة :

#### الأوكسين والشيخوخة :

يعمل الأوكسين على تأخير الشيخوخة من خلال زيادة معدل اتحاد أو ارتباط القواعد النيتروجينية ثلاثية الفوسفات ATP بالأحماض الأمينية أثناء ترجمة mRNA وبالتالي زيادة المنتج منه وقد وجد أنه يزيد من ارتباط الأحماض العطرية الأمينية خاصة Aromatic amino acids في البروتين وبالتالي زيادة المحتوى البروتيني وهو عكس عملية الهدم أثناء الشيخوخة .

يصاحب شيخوخة الخلايا سواء في الثمار والأوراق والبتلات نقص في معدل الأوكسين الطبيعي فالأوكسين يحافظ على طفولة الخلايا ولقد وجد أن المعاملة بنفثالين

حمض الخليك NAA يعيق ليونة الثمار ويعمل على زيادة الأحماض الفوسفاتية . وبالرغم من أن الأكسينات تنبه إنتاج الأثيلين لكنها تعيق النضج وأن التأثير المثبط على النضج يفوق إي تأثير ناتج الأثيلين وعندما تبدأ الثمار في النضج والشيخوخة فلأن الأثيلين ينشط الأنزيمات الهادة والتي تؤدي الى خفض مستواه .

#### الجبرلين والشيخوخة :

يؤخر الجبرلين من طور الشيخوخة وذلك بتأثيره على تنشيط عمليات بناء mRNA والبروتين كما يعيد اخضرار الثمار الناضجة والمتجهة الى الشيخوخة كما يعوق هدم الكلوروفيل ويعوق ليونة الثمار وتراكم الكاروتينات كما وجد أن له علاقة بزيادة استهلاك الأكسجين وارتفاع مستوى الفوسفات . كما أدت المعاملة به الى تأخير شيخوخة المشمش عندما رش بتركيز ١٠ - ١٠٠ جزء في المليون قبل الجمع .

ولقد لوحظ زيادة مستوى ABA عند التقدم نحو الشيخوخة يعقبه نقص مستوى GA ، ولقد ذكر أن هناك تأثيرا مثيرا للجبرلين على اشيخوخة في أوراق الخيار وهو تأثير يرتبط بالقدرة على التكوين الشكل اللولبي لل DNA ثنائي الخيط loop forming DNA وأنه في وجود حمض الجبرلين يظهر أثر عكسي فقد احتفظت الخلايا بقدرتها على تكوين الشكل اللولبي او الحلقي نتيجة اتصال GA ب DNA عند موقع خيوط DNA وحيدة الخيط وان أهمية ذلك غير معروفة الآن .

#### السيتوكينين و الشيخوخة :

أشارت الدراسات أن للسيتوكينين دور في المحافظة على عدم هدم البروتين بل يزيد من معدل بناءها وقد استعمل السيتوكينين لتأخير شيخوخة ثمار الفراولة وكذلك أدت المعاملة به الى تحمل المحاصيل الورقية للتخزين دون تدهور كما في السبانخ والأسبرجس ، كما أعاققت المعاملة به من التغير في اللون في ثمار البرتقال الخضراء ويعتقد أن السيتوكينين يعمل من خلال المحافظة على مستوى الجبرلين الداخلي أو إعاقه الزيادة في ABA like compounds .

اكتشف أهمية السيوكينين في تأخير الشيخوخة والحفاظ على الكلوروفيل ١٩٥٧ فهو من خلال تثبيط أنزيم RNA ase وتثبيط عمليات التحلل وتشجيع نشاط أنزيم Aminoacyl-s-RNA وهو ما يفسر قلة كمية الأحماض الأمينية في الأنسجة المعاملة بالكينيتين بالمقارنة بالغير معاملة كما ينظم من عمليات إنتاج الطاقة وذلك بزيادة محتوى الأوراق من الجلوكوز فوسفات والأدينوسين فوسفات عن طريق نشاط أنزيم الانفرتيز invertase كما تشجع Transformation من الليبيدات الى سكريات.

كما وجد أن للكينيتين دورا على تحول حمض الابسيسيك من الصورة الحرة الى الصورة المرتبطة الغير نشطة . كما لوحظ أن السيوكينين يقلل من تنفس الأوراق الزائد عند بداية شيخوختها وذلك بإيقاف سريان تدفق الإلكترونات داخل الميتوكوندريا وبذلك يقل تأكسد المركبات السكرية والذي من شأنه تأخير عمليات الهدم . كما يساعد السيوكينين على توفر المواد الأيضية وكثير من المركبات وفيها الأوكسين من خلال ميكانيكية source / sink / relation ship والتي تجذب المركبات من خارج الورقة الى حيث مكان احتفاظ الأجزاء المعاملة والمحتوية على تركيز عالي من السيوكينين بحيوتها لفترة أطول . فقد وجد أن الفوسفور ينتقل الى الأماكن الذي يرتفع فيها هرمون السيوكينين خلال اللحاء دون الارتباط بحركة الماء في الخشب .

الاثيلين والشيخوخة:

يلعب دور في تنظيم عمليات تساقط الأزهار والثمار والأوراق عند نضج الثمار وشيخوخة الأوراق فالمعاملة به تؤدي الى غلق الأزهار التي على وشك التفتح وان تفتحت فان ألوانها تبهت وتسقطت ويساعد الاثيلين على شيخوخة الأوراق من خلال منعه انتقال الأوكسين من نصل الورقة الى قاعدتها فينتج التدرج الأوكسيني في منطقة الانفصال وتكون منطقة الانفصال كما يزيد من نشاط IAA- oxidase فيقل مستوى الأوكسين الطبيعي ويزيد من نشاط أنزيم السليوليز في منطقة التساقط والذي يعمل على تحلل جدر الخلايا في منطقة الانفصال مما يؤدي الى انفصال العضو مثل انفصال

الورقة عن الساق • يزيد أيضا الأثيلين من نشاط أنزيم Chlorophyllase لذلك يتهدم الكلوروفيل وتصفّر الأوراق عند بداية شيخوختها.

حمض الأبسيسك :

يزداد مستوى حمض الأبسيسك مع تقدم الأوراق في العمر وبداية تحولها الى طور الشيخوخة ويقل تركيز الجبرلين ويرتبط ما هو موجود بالورقة ليكون جلو كوزيدات غير نشطة للجبرلين.

مثبطات النمو الأخرى :

أدت المعاملة بال B<sub>9</sub> الى تأخير حدوث دروة التنفس في التفاح وبالتالي زادت مقدرة الثمرة على التخزين والتداول.

حمض الجاسمونك: عرف مؤخرا أن حمض الجاسمونك والاستر الجاسموني مع الميثيل (Methyl Jasmonic acid) MJA وهما من مشتقات حمض اللينولينك بأنه من مؤخرات النمو أو أحد الهرمونات المؤدية للشيخوخة حيث انه يقلل من مستوى التعبير الجيني إلا إن اعتباره هرمون شيخوخة قابل اعتراض حيث وجد بتركيزات عالية في منطق النمو والمرستيمات الورقية الصغيرة، إلا إن المؤيد يروونه كذلك حيث إنه يزداد انتقاله من الأوراق الى لسيقان الأرضية Stolen لنبات البطاطس مما يدفعها لتكوين الدرنات والتخزين وهو مظهر من مظاهر بداية الشيخوخة حيث يتبع تكون الدرنات وانتهاء التخزين الكربوهيدراتي بها بداية شيخوخة المجموع الخضرى (العرش).

يصاحب الشيخوخة نقص شديد في الكربوهيدرات نتيجة زيادة التنفس ونتيجة نقص المدد منة نتيجة تكسير الكلوروفيل ونقص البناء الضوئى عند إذن تعتمد الخلايا في تنفسها على البروتينات بعض تحللها الى أحماض أمينية ثم تهدم الأحماض الأمينية فينفرد الأمونيا وتستخدم الأحماض الكيتونية كوقود للتنفس يعقبها استخدام الدهون عن

طريق استخدام جزيئات الدهون الموجودة بالأغشية السيتوبلازمية مما يؤثر على تلك الأغشية فتفقد دورها في تنظيم المرور ولذلك يستخدم جزء من جزيئات الدهن وهو حمض اللينولنيك في التحول الى الجاسمونك بمساعدة أنزيم phospholipidase Acyl hydroxylase كما أن MJA يعمل على تثبيط بناء البروتين الداخل في بناء البلاستيدات بعض هدمها، كذلك شجعت المعاملة به من الخارج من هدم الكلوروفيل والبروتين وأكسدة الليبيدات.

### الشيخوخة والاجهاد :

الاجهاد المائي أو الجفاف : Water Stress

عند تعرض الأوراق لنقص الماء (الاجهاد المائي) يتبعه نقص البروتين والأحماض النووية والكلوروفيل ثم زيادة مستوى ABA ونقص نشاط GA ويتأثر ذلك بدرجة الحرارة فأنخفاض درجة الحرارة يعطل ذلك التغير في المستوى الهرموني وارتفاع درجة الحرارة يسرع منه وهذا من شأنه إسرار شيخوخة الأوراق ويؤدي الإجهاد المائي الى انخفاض الضغط الانتفاخي لخلايا الأوراق وإيقاف الانقسام الخلوي لتراخي الجدر الخلوية ، كما يؤدي ألاجها المائي الى نقص نشاط إنزيم Nitrate reductase ، Glutamine synthetase .

الإجهاد الملحي : Salinity stress

تسرع الملوحة من دخول الأوراق الى مرحلة الشيخوخة ويزاد فيها مستوى ABA وقد لوحظ فيها أيضا نقص مستوى السيتوكينين حيث تؤثر الملوحة على نشاط أنزيم Mailc dehydragenase وهو ما يؤثر على نشاط المركبات الوسطية لدورة السترات.

### الشيخوخة والأمونيوم :

هناك علاقة بين تمثيل الأمونيوم Ammonium assimilation والشيخوخة حيث أن تراكم الأمونيوم في الأوراق أثناء تقدم عمر الورقة وشيخوختها وذلك راجع لنقص إنزيم Glutamine synthetase وزيادة معدل اختزال النترات وقد فسر ذلك أو تشجيع الأمونيوم للشيخوخة على أنه ربما يرجع إلى أنه يعمل كحاجز لمنع تدفق أيون الكالسيوم إلى السيتوبلازم وكذلك يتراكم الأمونيا عن طريق بزغ مجموعة الأمين من الأحماض الأمينية وهدم الأحماض النووية وتحولها إلى جلوتامين .

### الكالسيوم والشيخوخة :

وجد عند توفر الكالسيوم في أنسجة الثمار يتكون ذلك من شأنه تأخير نضج الثمرة وانخفاض معدل تنفسها وقلة إنتاج الأثيلين وبالتالي تأخر ليونة الثمار وشيخوختها . وقد أدت المعاملة به إلى تأخير هدم الكلوروفيل وتأخير تراكم البيروكسيديز ، وأن تلف الأغشية أثناء الشيخوخة مرتبط بعمليات هدم الفوسفوليبيدات الذي يشجعها وجود الكالسيوم .

### الشيخوخة والأجسام الدقيقة بالخلية :

الأجسام الدقيقة Micro- bodies هي جسيمات صغيرة توجد في سيتوبلازم الخلايا ذات أقطار صغيرة (٠.٢ - ١.٥ ميكرون) ذات غشاء فردي تختلف عن البلاستيدات والميتوكوندريا في عدم احتوائها على تراكيب داخلية . وعادة تكون مرتبطة بالشبكة الأندوبلازمية وهي ثلاث أنواع هي البيروكسوزوم Peroxisome يوجد قريب من البلاستيدات الخضراء يتم فيه تمثيل الجليكولات Glycolate المنتج في البلاستيدات (من خلال عملية التنفس الضوئي في النباتات ثلاثية ورباعية الكربون) والجليكسوزوم Glyoxysomes التي تتواجد في أنسجة البذور الزيتية حيث يمثل فيها الدهون إلى كربوهيدرات أثناء الإنبات (بذور فروع) والأسفيروزم



Spherosome وتحتوى على أنزيمات التحلل مثل Esterase, Hydrolase, Protease, Rilonuclease, Phosphatase.

التنفس الضوئى فى البيروكسوزوم يسحب ناتج التمثيل الضوئى لأكسدته ضوئيا لذلك يعد خسارة دون الحصول على مكسب ، ثم تخليق المادة الكربوهيدراتية سواء للتخزين أو للاستخدام فى التنفس لانتاج الطاقة أو فى بناء المركبات الأخرى ومن الجدير بالذكر أنه عند الشيخوخة يزداد التنفس الضوئى داخل ابيروكسوزوم الى الدرجة التى تهدم معظم الكربوهيدرات المنتجة بالتمثيل الضوئى كما أن عمليات الهدم يدخل من ضمنها عمليات الانتقال وإعادة التوزيع Remobilization للمركبات الناتجة من الهدم ويمثلها انتقال الأميدات كالجلوتامين والاسبرجين والأحماض الأمينية والسكريوز من الأماكن التى وصلت فيها الأعضاء الى الشيخوخة الى الأماكن الأخرى حيث تخرج الأعضاء الحديثة أو الأزهار أو الثمار.

يبدو أن عمليات الهدم لا تحدث إلا فى حالة توفر الشوارد الحرة Free radicals والتى تقوم بدور العامل المساعد للأنزيمات الهاضمة فتقوم بهدم المركبات الأساسية فى الخلية بالإضافة الى أكسدة الكلوروفيل . كذلك توفر الأكسجين النشط Hydrogen peroxide ( $H_2O_2$ ) الناتج عن الإجهاد البيئى يكون هو الفاعل الأول فى عمليات الهدم ولكن تسير بجانب عمليات الهدم السابق ذكرها عمليات أخرى تثبط الشيخوخة وتؤخر من الوصول للموت لتبقى الخلايا المسنة حية الى أقصى مدى ، من هذه الميكانيكيات المقترحة قيام بعض الجينات بإنتاج بروتينات تعمل على مجابهة تراكم الشوارد الحرة بالارتباط بها ، وكذلك إبطال سمية Detoxify فوق أكسيد الهيدروجين الناتج من التنفس الضوئى بواسطة تلك البروتينات أو الأنزيمات مثل أنزيم Catalase.

### العوامل المؤثرة على الشيخوخة :

أثناء مراحل تطور النبات ووصول النبات الى مرحلة بداية الشيخوخة يؤدي أى عامل من عوامل الإجهاد البيئى الى الإسراع من الشيخوخة مثل الإجهاد الحرارى أو الجفاف أو الإضاءة الضعيفة أو نقص التغذية أو الأصالة المرضية والحشرية.

الهرمونات النباتية الداخلية التى تساعد على التطور الثمرى تساعد أيضا على بداية الشيخوخة مثل السيٹوكينين و الأثيلين وبعض المركبات التى تنتمى الى الهرمونات مثل حمض الجاسمونك وعلى ما يبدو إن التحكم الذى يديه السيٹوكينين على الشيخوخة يكون على مستوى عملية النسخ بحيث يثبط كل التغيرات الجينية التى لها علاقة بالشيخوخة . أما الأثيلين فيمثل استجابة النبات الى العوامل الخارجية مثل الجروح والمسببات المرضية والتلوث والإجهاد البيئى حيث ينتج عنها جميعا ارتفاع محتواة ثم يسرع هو من التعبير الجينى للأنزيمات التى تعمل على شيخوخة الخلايا أو الإنضاج فى الثمار .

على العكس من ذلك نجد أن نباتات الطماطم تتميز بإنتاج الأثيلين بمستوى عالى ورغم ذلك لا يحدث شيخوخة للأزهار ولا للثمار والأوراق وذلك لتضاعل الإشارات الأخرى الواردة لإحداث الشيخوخة هذ يدفعنا الى الاعتقاد بأن دور الأثيلين ربما لا يقوم به الى بعد ورود الإشارات الأخرى للشيخوخة والتى منها نقص معدل تثبيت الكربون فى الأوراق أو زيادة حساسية الأوراق للتأثيرات الخارجية وذلك بعد تنشيط حينات فرط الحساسية Hypersensitive response مثل جين LSC54 والذى يكون من تأثير نشاط الخلايا الزائد لردود الأفعال ضد العدوى بالمرض والتى تؤدي الى قتل الخلايا المصابة لنفسها وللخلايا المحيطة لوقف تقدم المرض فتكون المقاومة بحصر مكان الإصابة نتيجة فرط الحساسية للإصابة بالموت .

## نظريات الشيخوخة :

المحاولة الوحيدة لاعطاء تفسير لحدوث الشيخوخة في النبات أجريت بواسطة العالم (1938) Molisch علي أساس تجاربه التي عدل فيها من حدوث الشيخوخة بإزالة الأزهار والثمار وقد اقترح بأن أنشطة الإكثار في النبات وخاصة نمو وامتلاء الثمار بالمواد الغذائية الذي يؤدي الي تفريغ بقية النبات من المواد الغذائية والتي تحدث من انتقالها للثمار وهذا الافتراض أثبتته الدراسات التي أجريت علي انتقال المواد الغذائية للثمار التي قام بها كل من (1931) Mothes وبعده (١٩٤٠) Petrie علي تتبع المواد النتروجينية في نبات الدخان في مختلف أجزاء النبات خلال نموه. فقد لاحظوا انه يمكن تقليل انتقال المواد النتروجينية من أوراق نبات الدخان الي الثمار بواسطة التطويز. وقد تبين لهم أن نمو النورات الزهرية سببت نقص المواد البروتينية في أجزاء النبات خاصة الأوراق ووجد كذلك أن قطع النورات الزهرية أوقفت لحد كبير فقد الأوراق للمواد البروتينية. كما أثبتت القدرة الهائلة للأعضاء التكاثرية لجذب المواد الغذائية من بقية أجزاء النبات إليها. كما أظهرت التجارب أن تنبيه حدوث الشيخوخة يزداد تدريجياً خلال فترة التكاثر من أولها لآخرها. فقد أظهرت تجارب علي فول الصويا أن تأثير منبه الشيخوخة يزداد حتي في فترة الأزهار وقبل أن تتكون أي ثمار وتمتلئ بالمواد الغذائية. وأن هذا التأثير يكون في أعلي مراحلها خلال فترة النضج الثمرى وبعد اكتمال انتقال المواد الغذائية إليها.

وجد (1961) Varner أنه بزيادة العمر يمكن أن يحدث تغيرات جوهرية في تركيب الأغشية البلازمية الحية فمن دراسة التغيرات في الخلايا خلال تساقط الأوراق أدت الي استنتاج إن تدهور الأغشية الحية يمكن أن تكون السبب في تدهور الخلايا كلها فقد وجد أن هناك زيادة في نفاذية أنسجة أوراق الفول كلما اقتربت من الشيخوخة وقد بينت نتائجهم انه لا يحدث زيادة في فقد العناصر فقط من الأوراق بزيادة العمر ولكن وجد أن تطويز النبات يؤخر شيخوخة الأوراق ويوقف أيضا زيادة نفاذية

الخلايا وبزيادة العمر تزداد نفاذية الأوراق حيث تزداد درجة التوصيل الكهربائي للمحاصيل عند تطوش النبات بعد ٩ أيام.

قد يكون التدهور في النظام الحيوي للخلايا والأنسجة والأعضاء عند الشيخوخة نتيجة لزيادة المسببات للتدهور مثل زيادة أنزيم RNA ase أو لاضعاف أنشطة بناء RNA والبروتين أو الكلوروفيل فإن ارتباط تدهور الكلوروفيل مع تدهور البروتين و RNA يؤكد إن تنظيم أو التحكم في الشيخوخة أحد وظائف RNA.

تأثير انتقال العناصر Mobilization effect أصبح الأكثر أهمية عند دراسة ظاهرة الشيخوخة وذلك عندما لاحظ Richmand and Lang أن الكينيتين عند معاملة الأوراق به يؤخر حدوث الشيخوخة فيها ، بعد ذلك لاحظ العالم Moths (1959) أن نفس المادة يمكن أن تكون مناطق جذب لانتقال العناصر المغذية إليها من الأنسجة المحيط إلى الأوراق عند معاملتها مثل جذب الكربوهيدرات والأحماض الأمينية ومختلف أيونات العناصر الغذائية وبذلك تحتفظ الأوراق المعاملة بأخضرارها وبمحتواها من البروتين عن الأوراق الغير معاملة والتي تدخل في طور الشيخوخة أسرع منها. مما يثبت إن الكينيتين يؤخر حدوث الشيخوخة عن طريق قدرته على جذب وانتقال العناصر الغذائية.

## مراجع مختارة :

- 1- Baka, Z.A.M. and Aldesuquy H.S. (1992): Changes in ultrastructure and hormones of the fully senescent leaf of *Senecio aegyptius*. Beitrage Biol. Zur Pflanzen. 66: 271-281.
- 2- Reid, M. S. (1995): Ethylene in plant growth, development, and senescence. In PJ Davies, eds, Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Ed 2. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 486-508
- 3- Dalling, M. J. and Nettleton A. M. (1986): Chloroplast senescence and proteolytic enzymes. In Plant Proteolytic Enzymes. Edited by Dalling M.J. pp. 125-153. CRC Press, Boca Raton.
- 4- Vierstra, R. D. (1996): Proteolysis in plants: mechanisms and functions. Plant Mol. Biol. 32: 275-302.
- 5- Vierstra, R.D. (1993): Protein degradation in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 385-410.



الفصل الرابع عشر

التساقط

*Abscission*





## مقدمة:

التساقط هو أحد مظاهر الشيخوخة أو هو أحد مظاهر انتهاء عمر العضو داخل منظومة النبات حيث إن جميع النباتات الراقية وخاصة الأشجار مستديمة الاخضرار أو متساقطة الأوراق قد تتخلص من أعضائها المسنة سواء كانت أوراقا أو أزهارا أو ثمارا بعد وصول كل منها طور الشيخوخة والتحلل والهدف من تساقطها هو استبدالها بأخري حديثة ونشطة فسيولوجيا وكيميائيا . ويتم سقوط هذه الأعضاء خاصة الأوراق إما منفردة و علي فترات متباعدة علي مدار العام كما في الأشجار مستديمة الخضرة أو تسقط الأوراق دفعة واحدة خلال فصل الخريف و تصبح الأشجار عارية تماما في الشتاء كما في متساقطة الأوراق التي تمر نباتاتها بفترة السكون أو الراحة نتيجة انخفاض الحرارة شتاء ثم تستأنف نموها بعد تكشف براعمها لتتحول الي الأوراق الحديثة أو الأزهار أو كلاهما مع تكوين النموات الخضرية خلال فصل الربيع لارتفاع معدل الحرارة و سريان العصارة و توفير الماء و الغذاء . حتي الأزهار و الثمار تسقط منفردة أو علي دفعات بعد عملية الإخصاب أو العقد أو تكوين الثمار الصغيرة و يتم سقوط كل منها طبيعيا أو بعوامل المناخ مثل الرياح الشديدة . وفي بعض الحالات الشاذة قد تسقط هذه الأعضاء دفعة واحدة نتيجة الاستعمال الخطأ بفعل مبيدات الحشائش أو الفطريات المرضية .

## العوامل المؤثرة علي سقوط الأوراق :

وبالنسبة لسقوط الأوراق سواء أكانت للأشجار المستديمة أو المتساقطة لابد من حدوث بعض التغيرات المورفولوجية تركيبيا و التفاعلات الكيميائية داخليا من خلال مراحل و خطوات متتالية تؤدي في النهاية الي سقوط الورقة و التي تتلخص خطوات هذه المتغيرات تبعا للأتي :

## أ - التغيرات التشريحية : تتلخص في التالي :

١ - عند دخول الورقة مرحلة شيخوختها يبدأ ظهور اختناق دائري مقعر الشكل في صورة حلقة خارجية عميقة نوعا حول قاعدة عنق الورقة ويأخذ لونا خالصا دون باقي العنق خارجيا .

٢ - عند عمل قطاع طولي في الجزء الحلقي المقعر حول قاعدة الورقة يتميز بوجود الأوعية الناقلة ضيقة القطر وشكلها منضغط الي الداخل مع قلة خلايا العنق سواء أكانت خلايا كولنشيمية او اسكلرانشيمية أو تكاد تكون منعدمة مع وجود طبقتين أو أكثر من الخلايا البارنشيمية ذات الجدر الرقيقة غير المنتظمة شكلا وغير المتساوية حجما والمنضغطة طوليا واحتواءها علي كثير من الأنوية والميتوكوندريا . وعندما يتصف هذا الاختناق بهذه الصفات التركيبية يطلق عليها طبقة الانفصال Separating layer أو منطقة التساقط Abscission zone.

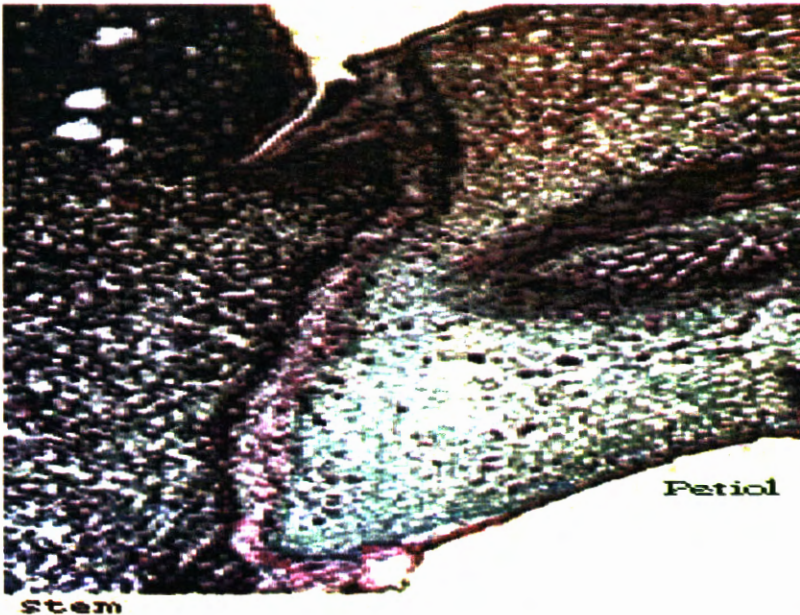


٣ - تحلل طبقة الانفصال أو منطقة التساقط بفعل أنزيمات التحلل التي تعمل تحطيم وتحلل وإذابة الجدر الخلوية وخاصة الصفائح الوسيطة أو تتمزق الأخيرة بفعل الضغط الناشئ نتيجة التزاحم بين الخلايا الكبيرة و المجاورة لمنطقة التساقط و تأخذ هذه المنطقة شكل منتفخ و في حشوة جيلاتينية لامتلأها بالعصير الخلوي والسيتوبلازم مما يكسب هذه الطبقة اللون الداكن و المظهر

الزج و تصبح الورقة متصلة بالساق عن طريق خلايا طبقة البشرة والأوعية الناقلة فقط لإختفاء خلايا طبقة البشرة نتيجة عمليات التحلل والإذابة مما يساعد ذلك علي سقوط الأوراق بسهولة بفعل ثقل وزنها أو بفعل الرياح العادية .

٤ - قبل سقوط الأوراق و بعدها مباشرة تتكون طبقة أو طبقتين من الخلايا البارنشيمية القريبة من منطقة الانفصال لغلق فوهة الأوعية الناقلة و تصبح محكمة القفل لمنع خروج العصارة النيتة من الخشب و الطازجة من اللحاء مع إضافة بعض المواد اللزجة و المنتجة ذاتيا من المواد التيلوزية لتكوين غشاء أو غلافا وافيا ليزيد من إحكام القفل لفوهة الأوعية بفعل طبقتي الخلايا المتكونة حديثا و التي تتحول بعد ذلك الي خلايا فليلينية بعد ترسيب مواد تدعيمية مثل اللجنين و السيوبرين بينها لشدة تماسك الطبقة الفليلينية و عدم اتصال عصارة الأوعية الناقلة بالوسط الخارجي.

٥ - عقب سقوط الأوراق مباشرة تتخلف عنها ندبة صغيرة الحجم مثلثة الشكل و لامعة المظهر ممثلة نقطة الاتصال بين الورقة و السوق الحامل لها.



## ب- التفاعلات الكيميائية :

وتتلخص خطوات العمليات الكيميائية التي تحدث داخل حلايا منطقة الانفصال في عنق الأوراق قبل تساقطها في التالي :

١ - بعد دخول الأوراق مرحلة شيخوختها يبدأ ظهور علامات الشيخوخة علي نصل الأوراق نتيجة ظهور الاصفرار الكامل و سرعة ذبولها و يرجع ذلك الي تحلل الكلورفيل و المواد انبروتينية و الأحماض النووية خاصة RAN بفعل نشاط الأنزيمات المتخصصة اللازمة لعمليات الهدم السريع مصحوبا ذلك بالبخر السريع لسرعة النفاذية من خلال الأغشية لجدر الأوراق المسنة بالإضافة الي ما سبق تكوين الأزهار و الثمار تعمل علي سحب معظم الغذاء من الأوراق و الجذور في صورة ذائبة معدنية أو عضوية لاكتمال أجزائها و تكوين ثمارها و نضج بذورها مما يدفع ذلك الأوراق علي دخولها مرحلة شيخوختها مبكرا و العمل علي سرعة سقوطها سواء أكانت أشجارا مستديمة الخضرة أو متساقطة الأوراق . بينما النباتات العشبية و المعمرة مثل الأبيصال و الدرنات والريزومات تقوم بدورها علي سحب الغذاء المجهز سواء كان عضويا أو معدنيا في صورة ذائبة و سهلة الامتصاص و انتقالها من الأوراق الي الأعضاء المتحورة أرضيا لكي تتجمع بداخلها و تزداد أحجامها و تنقل أوزانها مما تدفع الأوراق بأن تدخل مرحلة الشيخوخة المبكرة بناء علي ما سبق يمكن استغلال الظواهر السابقة في مجال الإنتاج لزراعي لتقليل التنافس علي الغذاء بين الأعضاء النباتية و لتأخير مرحلة الشيخوخة لها مع عدم سحب الغذاء من أحد الأعضاء الي الأخرى وعلي سبيل المثال عمليات إزالة البراعم الخضرية قميا أو جانبيا حتي البراعم الزهرية في نبات الدخان بغرض تشجيع النمو خضريا و تحسين صفات الأوراق مظهريا وزيادة محتواها الكيميائي داخليا و رفع النكهة و الرائحة بها. كما أثبتت الدراسات أن إزالة البراعم الزهرية يوميا من نبات فول الصويا قد تؤدي الي إطالة عمر الأوراق وتأجيل

شيخوختها وعملية خف الأزهار أو الثمار الصغيرة لنباتات الفاكهة تعمل علي كبر حجم الثمار و رفع صفاتها الطبيعية و الكيميائية من حيث الطعم و اللون و خفض الحموضة و زيادة السكريات .

٢ - خلال مرحلة الشيخوخة للأوراق النباتية تحدث بدخل طبقة الانفصال في قاعدة الورقة بعض التغيرات الكيميائية مما ينتج عنها تحليل وهدم الجدر الخلوية والأغشية البروتوبلازمية والصفائح الوسيطة لخلايا القشرة مصحوبة بإذابة المواد البكتينية والهيميسليولوزية والمواد السكرية المعقدة وأهم الأنزيمات الداخلة في التفاعل والمتعلقة بالتحلل والهدم هي أنزيم البكتينيز ، السليوليز ، الفوسفاتيز ، البيروكسيديز ، حمض السكسينيك ديهيدروجينيز ، حمض المالك ديهيدروجينيز ، البروتيز ، أكسيديز أندول حمض الخليك . بعد الانتهاء من عمليات التحلل تصبح طبقة الانفصال متكونة من الخلايا المفككة والجدر الممزقة ذات المظهر الجيلاتين نتيجة نشاط أنزيم بكتين ميثايل الاستريز وأنزيم حامض RAN ase .

٣ - زيادة معدل التنفس بفعل الأنزيمات المتخصصة و بالاشتراك مع أنزيمات التحلل الأخرى قد تعمل معا علي سرعة التساقط في الأوراق فقد وجد أن موانع التنفس تشارك بدورها في عدم أحداث التساقط فعند إعطاء جرعات من المواد السكرية خفيفة التركيز لمنطقة التساقط أسرع من تساقط الأوراق مبكرا مما يؤكد أن عملية الانفصال تحتاج الي طاقة حرارية تكون مصدرها الطبيعي عملية التنفس .

٤ - نقص المحتوي الكلي من الأوكسين أندول حمض الخليك في منطقة التساقط يعتبر عاملا محددا لهذه الظاهرة . وتفاعلات الأكسدة الناتجة بفعل أنزيم أوكسيديز حمض أندول حمض الخليك تؤدي بدورها علي سرعة التساقط نتيجة خفض الأوكسين و عند أضافته علي طبقة الانفصال فإنه يمنع أو يؤخر تساقط الورقة .

٥ - انخفاض المحتوي البروتيني و الحامض النووي RNA مرتبطا بالنشاط الأنزيمي المحلل لكل منهما ويعزى ذلك الى ارتفاع معدل النشاط أنزيم البروتيز Protease ، وأنزيم الريبونوكليز Ribonuclease على التوالي والمحللة لهما في منطقة الانفصال .

### تأخير سقوط الأوراق :

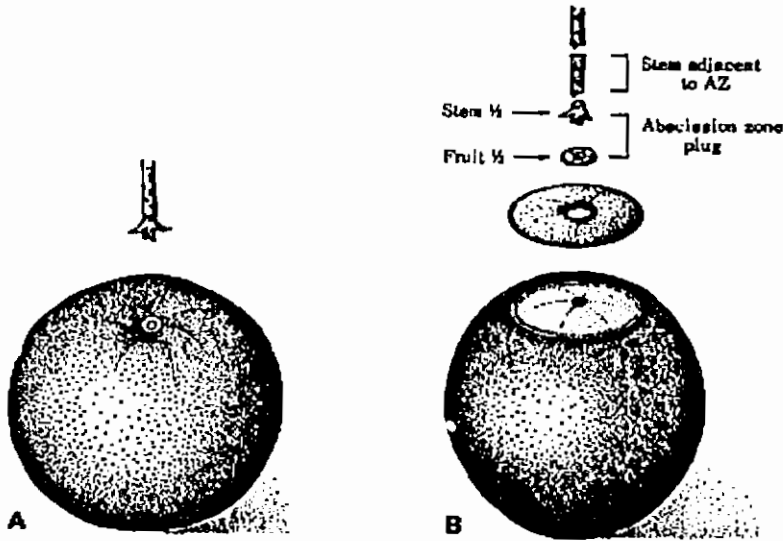
من المعروف أن الأوراق الحديثة تزداد فيها تركيزات الأوكسينات الطبيعية وتقل معدلها مع تقدم الأعضاء في العمر وبالتالي يسهل سقوطها بعد تكون منطقة الانفصال لذلك يمكن منع تساقط الأوراق أو تأخير تساقطها بالرش بالأوكسينات وربما يرجع ذلك المنع الى زيادة سرعة الانقسام الخلوي وتجديدها عند قاعدة الورقة ووقف النشاط الأنزيمي المحلل لجدر خلاياها .

### تساقط الثمار Fruit drop :

ظاهرة سقوط الثمار المنتشرة طبيعياً في أشجار الفاكهة تحدث عادة عقب عملية الإخصاب والعقد مباشرة أو أثناء نضج و اكتمال التسوية في الثمار . مع العلم أن النسبة المرتفعة في ظاهرة التساقط الثمري تحدث في النباتات ذاتية التلقيح . ويتم التساقط علي فترتين كما في أشجار التفاح . يسمى الأول بالتساقط المبكر الذي يحدث بعد انتفاخ المبيض و تكوين الأندوسبرم البذري للثمرة و الثاني يعرف بتساقط يونية الذي يحدث خلال الفترة السريعة لتكوين الحنئ وهناك نوع آخر من التساقط يعرف بتساقط ما قبل الجمع حيث تسقط الثمار وهي على وشك النضج .

تحدث منطقة الانفصال في الثمرة إما في منطقة اتصال العنق بالثمرة أو قد تحدث في طبقة القشرة والبشرة للثمرة قرب العنق بمسافة نصف ملليمتر في العنق أو عمقا في الثمرة والذي يختلف مكانة باختلاف النوع النباتي التابعة له للثمرة فتتفصل ثمرة البرقوق بجزء من العنق في التساقط الأول أما تساقط ما قبل الجمع فتتفصل بدون عنق

أما الكريز فيحدث منطقة الانفصال اما بين عنق الثمرة وحامل الثمرات أو بين حامل الثمار والدابرة .



تساقط ما قبل الجمع يؤدي الى الأضرار بالثمار الساقطة على سطح الأرض حول جذوع أشجارها حيث تتعرض هذه الثمار للإصابة البكتيرية و الفطرية نتيجة حدوث بعض الجروح الميكانيكية علي الثمار بعد سقوطها' وتصبح بعد ذلك غير صالحة للاستهلاك أو البيع و يمكن تجنب مثل هذه الحالات بقطف الثمار قبل اكتمال تسويتها وتلوينها بالرغم من عدم صلاحيتها للاستهلاك والأفضل ترك هذه الثمار فوق الأشجار حتي تصبح مكتملة النضج والتسوية ولا يتأتي ذلك إلا باستخدام بعض المنظمات النباتية للعمل علي منع سقوطها أثناء النضج وبعده كما في ثمار التفاح و المشمش لأن ظاهرة التساقط الثمري قبل القطف Pre-harvest drop مرتبطة بالنقص في معدل الأوكسين ويمكن التغلب عليها باستخدام الرش لمحاليل نثالين حامض الخليك ( ١٠ جزء في المليون ) بشرط أن يستخدم الأوكسين مرتين كل ٥-٦ أيام قبل سقوط الثمار لأشجار التفاح ، كما يستعمل (الآلار) مرة واحدة رشا علي الأشجار قبل سقوط

الثمار بحوالي شهر واحد ويمكن استخدام بعض المواد الصناعية من الأوكسينات لنفس الغرض السابق مثل مركب ثلاثي كلورو الفينوكسي حامض البروبيونيك .

يرجع تساقط الأزهار الى فشلها في التلقيح والإخصاب فالفشل في العقد يؤدي الى أن تحرم الأزهار من المدد الأوكسيني الذي يعينها على البقاء والاستمرار في القيام بدورها ، كما إن فشل الأجنة في النمو يؤدي الى تساقطها أيضا لنفس السبب وهو ما يحدث عادة بعد ذلك للثمار البذرية في فترات يقل فيها الإمداد الأوكسيني من الأنسجة المختلفة المانحة للأوكسين بالبذرة فينخفض مستواه دون المستوى اللازم لاستمرار نموها .

وهناك العديد من البحوث التي أثبتت أن ظاهرة التساقط الثمري تعري الى انخفاض مستوى الأوكسينات في الثمار أو الى التدرج الأوكسيني على جانبي منطقة الانفصال فإن كان مستوى الأوكسين على الجانب الداخلي أكبر منه على الجانب الخارجي في هذه الحالة لا يحدث التساقط أما أن قل المستوى الأوكسيني الداخلي ليساوى مع مستواه الخارجي البعيد عن منطقة التساقط في هذه الحالة تتكون منطقة الانفصال .

ويزداد احتمال تساقط الثمرة كلما قل عدد البذور بها حيث يترتب عليه انخفاض المحتوى الأوكسيني للثمرة وبالتالي انخفاض قدرتها على المنافسة للحصول على المواد والعناصر الغذائية اللازمة لنموها إذ إن الإفراز الهرموني يحدث مناطق جذب لهذه العناصر .

وقد وجد أن في أوقات التساقط عادة ما يكون مستوى الأثيلين مرتفع والذي يسبب ضعف وتكسر الصفيحة الوسطى فتحدث منطقة الانفصال ويفترض تكون منطقة الانفصال بنشاط أنزيمي هادم لمحتويات جدر الخلايا مثل المواد البكتينية والسلولوزية والسكريات العديدة غير السلولوزية ويحدث هجرة لعنصر الكالسيوم والمغنسيوم من جدر الخلايا في تلك المنطقة قبل أو عند نهاية الطور المؤدى للانفصال ولا يشمل هذا



التغير الحادث في منطقة الانفصال الخلايا الخاصة بنحرم الوعائية مما يجعل الثمرة ملتصقة دون انفصال فترة حتى تتمزق هذه الحزم طبيعياً *Physically* ويختفى البكتين سواء المثلي *Methylated Pectins* أو الكلي من خلايا الانفصال وتتجنس الخلايا في أنسجة الثمرة عند منطقة الانفصال ويستمر بتقدم ظاهرة الانفصال حتى التساقط .

وقد أيد ذلك كل من *Addicott Davies & Morgan (1972)* حيث وجدوا أن زيادة إنتاج الأثيلين طبيعياً في ثمار القطن قبل سقوط اللوز ( الثمرة ) الصغير بيما ارتفع حمض الأبسيسك خلال سقوط ثماره مما نستنتج أن المركبين السابقين يشتركان معا في ظاهرة التساقط الثمرى .

#### دور الهرمونات في منع تساقط :

يمنع الأوكسين تكون وتخلق طبقات الانفصال ويرجع ذلك الى دورة فى منع تكوين الأنزيمات الهادمة للبكتين مثل *Pectin methyl esterase* وأيضا لدورة فى التدرج الأوكسينى *Auxin gradient* عند النهاية القمية للعنق *Proximal end* (اتصال العنق بالثمرة ) وقد أفادت تلك المعلومات فى منع التساقط باستعمال الأوكسينات . فقد وجد أن استعمال *Naphthalen acetamide* بتركيز ١٥ - ٢٠ جزء فى المليون عند تساقط أول ثمرة تفاح ثم تكرار المعاملة حتى الجمع ويستعمل *D--* ٢,٤ بتركيز ٨ - ١٠ جزء فى المليون لمنع تساقط ثمار الموالح " أبو سره " والتفاح والكمثرى . وقد وجد أن الرش البرتقال أبو سره قبل الأزهار بستة أسابيع زاد الحجم وقل التساقط أي أن تأثير دام سبعة شهور .

فى أشجار المانجو و أصنافها المختلفة تصل نسبة تساقط الثمار غير تامة النضج حوالي ٩٨ % و يتبقى من الثمار العالقة بالأشجار حتى تنضج تماما حوالي ٢ % و يمكن التغلب على نقص العقد لارتفاع التساقط بالاستخدام الأمثل من نفثالين حمض الخليك أو مركب ل  $T^{-4}$  ٢٠ .

أما عن دور الجبرلين فعند المعاملة به على ثمار التفاح فقد قل التساقط بنسبة ٢٠-٥٠% وكانت المعاملة بعد ٦ أسابيع من تساقط البتلات الزهرية بتركيز ٢٥-100 جزء في المليون غير أن الجبرلين لم يعطى نتائج ايجابية أخرى في منع تساقط كثير من الثمار للأنواع الأخرى .

أشارت الأبحاث الأخيرة أيضا اثر  $B_9$  في منع التساقط أو التقليل منه بالتفاح عند الرش به بعد ثلاث أسابيع من التزهير وتساقط البتلات بتركيز ٢٠٥ جم / لتر .

الخف Thinning :

أمكن استغلال ظاهرة سقوط الأوراق أو الأزهار أو اثمار الطبيعية صناعيا وذلك بتحفيز أو تسريع تكوين طبقة الانفصال لأحداث التساقط المبكر وذلك باستعمال الاوكسين أيضا فكما أن له دورا في منع التساقط فقد وجد أن له أيضا دورا في الإسراع من حدوث التساقط وهو تعديل التدرج الاوكسيني لصالح حدوث الانفصال . كما توجد بعض المحاولات لتقليل الإنتاج الثمرى للمحافظة على النوعية الثمرية لأشجار الفاكهة بإضافة حمض لجبريللين على الأشجار خارجيا في وقت إحداث التنبية الزهرى Flower Induction لأزهار الموسم التالى والذي يسبب تقليل عدد البراعم الزهرية وتكثفها . إلا أن الهرمون يعمل على تشجيع النمو لخضري على حساب النمو الزهرى في بعض الأشجار الخشبية . وعليه يفضل استخدام الأوكسينات مثل نفثالين حامض الخليك عقب العقد وتكوين الثمار الصغيرة كما فى التفاح والخواخ والعنب . كما يفضل استخدام الأوكسين فى صورة نفثالين حمض الخليك أثناء العقد الثمرى لنبات العنب ، بينما يفضل استعمال حامض الجبريلليك قبل تفتح الأزهار للعتب لتقليل ظاهرة العناقيد المزدحمة ومنع تعفن الثمار مصحوبا باستطالة العناقيد وخفض نسبة العقد مما يسبب زيادة الإنتاج الثمرى لكبر حجم الحبات العالقة حتي مركبات المورفاكتين و الأثيلون قد تستخدم لنفس الغرض السابق في أشجار العنب لأنها تعمل علي سقوط حبات أو ثمار العنقود لتقليل تراكمه مؤديا في النهاية الي كبر حجم الثمار المتبقية علي العنقود وقد وجد أن استخدام مركب الأيثيريل أثناء عقد الثمار لأشجار

الخوخ يعمل على تقليل الثمار الناتجة مع زيادة أحجامها ووزانها وتحسين صفاتها الطبيعية والكيميائية .

وجد أن استخدام محاليل الرش لمركب الأيثيرل ( ١٠٠٠ جزء في المليون ) على أشجار الجوز قبل ميعاد الجمع الثمري بحوالي أسبوعين يؤدي الي سهولة القطف ميكانيكيا تبعا لدراسة ( Martin 1971 ) وأمكن تطبيق هذه الطريقة بنفس المركب السابق على أشجار التفاح والمشمش والبرتقال لتسهيل سقوط الثمار العالقة بالأشجار عندما تهر فروعها وسوقها مع استقبال الثمار الساقطة علي مشمعات من البلاستيك لتقليل الجروح الميكانيكية نتيجة عملية التساقط لذلك شاع استعمال بعض المركبات الكيميائية الصناعية مثل الأيثيرل، البيوتايل كابتاكس الآجيرانين ،البييوتيفوس وكلوريد المنجنيز للرش علي النبات خلال موسم الأزهار أو الأثمار لخف الأزهار والثمار للمحافظة علي الصفات الطبيعية والكيميائية للثمار المتبقية بشكل أفضل من حيث كبر الحجم وزيادة الوزن واللون وزيادة المحتوى السكري لتتناسب مع الذوق الاستهلاكي وفي القطن يتم إسقاط الأوراق صناعيا للتخلص من الأوراق لمهولة الجمع الميكانيكي ، كما توجد في بعض أشجار الفاكهة ظاهرة تعرف بالحمل المتبادل كما في النخيل والمانجو والتفاح بأن تعطى الأشجار إنتاجا ثمريا مرتفعا في عام ثم تنتج ثمارا قليلة في العام التالي وهكذا ، ويتم التغلب على هذه الظاهرة بإزالة الثمار الصغيرة خلال أطوار نموها الأولى مما يؤدي الى الحصول على حمل متوسط الإنتاج بدلا من الإنتاج الثمري الثقيل . مع ملاحظة أن عملية الخف اليدوي للأزهار أو الثمار في أشجار الفاكهة لم تكن مجدية عمليا بل الأفضل استخدام وسائل الخف الكيميائي باستعمال المركبات الكيميائية مثل مركب داي نيتروارثوكريسول ( DNOC ) Dinitroorthocresol لخف الأزهار لكل من التفاح والخوخ عندما ترش على الأشجار ذات الأزهار المتفتحة ، لأن عملية خف الأزهار أفضل من خف الثمار غير الناضجة .

ويمكن توضيح ميكانيكية عمل المركبات الصناعية و المستخدمة في خف الثمار لأشجار الفاكهة المختلفة نتيجة العوامل التالية :

- أ- منع أنبات حبوب اللقاح و عدم تكوين الأنابيب اللقاحية فيها .
- ب- إعاقة حركة و انتقال المواد الغذائية من الأوراق و باقي أجزء النبات الي الثمار خلال مراحل تكوينها و نضجها .
- ج- تشجيع تداخل النمو لكل مر الجنين و الاندسبرم يؤدي الي ظهور البذور المختزلة .
- د- سرعة سقوط الثمار مباشرة .

مراجع مقترحة :

- 1- Ables, F.B. (1967): Mechanism of action of abscission accelerators. *Physiol. Plant.* 20: 442.
- 2- Addicott, F.T. and Lynch, R.S. (1951): acceleration and reterdation of abscission by indole- acetic acid. *Science* 114: 688.
- 3- Addicott, F.T. and Lynch, R.S. (1955): Physiology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6: 211.
- 4- Beyer, E.M. (1973): Abscission: support for a role of ethylene modification of aux:n transport. *Physiol. Plant.* 52:1.
- 5- Sexton, R. and Roberts, J.A.( 1982): Cell Biology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 133-162.



الفصل الخامس عشر  
الملوحة ومنظمات النمو

*Salinity and Growth Regulators*





## مقدمة

تتجه الدولة والشعب المصري في الوقت الحاضر الى التوسع الأفقى فى الانتاج الزراعى باستصلاح الاراضى البكر التى لم تزرع بعد والواقعة فى المناطق النائية من الصحارى الغربية منها والشرقية، كما تهتم الحكومة حاليا بالعمل على تجفيف البحيرات المالحة والمطلة على الشواطئ البحرية بغية الاتساع فى الرقعة الزراعية معتمدة على الرى الصناعى من مياه الآبار الجوفية أو مياه الصرف الطبيعى بعد خلطه بمياه النيل العذبة أو مياه الصرف الصحى بعد تنقيته وتطهيره لتحقيق الثورة الخضراء والاكتفاء الذاتى من الحاصلات الزراعية دون اللجوء إلى الإستيراد وعدم الإعتماد على الغير فى الغذاء والكساء حتى الشفاء.

وبالنظر إلى منطقتنا الجغرافية ، نجد أن جمهورية مصر العربية تقع فى المناطق الجافة عامة وشبه الجافة خاصة لقلة أمطارها وارتفاع درجة حرارتها على مدار العام عدا شهور الشتاء المعدودة ، مما ينتج من هذه المناخات أنواعا من الاراضى البور حتى المنزرعة منها التى تتميز بإحتواءها على تراكيز عالية من أملاح الصوديوم منها الكلوريدات والكبريتات مسببة بذلك ظهور نوع من الاراضى الملحية أو القلوية وإنتشارها فى الدلتا والوجه القبلى. حتى الاراضى الزراعية حديثة الإستصلاح والزراعة سواء أكانت رملية أو صفراء أو طينية والمعتمدة على الرى الصناعى المعروف حديثا الرى بالرش أو بالتقيط قد يتسبب هذا النوع من الرى فى عدم تسرب الأملاح الذائبة إلى الطبقات السفلية من التربة الزراعية بل تعمل على تجميعها فوق سطحها أو حول جذوع الأشجار أو جذور النباتات نتيجة قلة ماء الرى المستخدم مسببا فى النهاية موت النباتات من حدوث التزهير الملحي لارتفاع الحرارة الجويه ولعدم غسيل التربة بغمرها بالمياه الجارية أى الرى بالغمر . لذلك فعملية تركيز الأملاح فى الاراضى المختلفة ، والمسماة بالاراضى الضعيفة ، تعتبر إحدى المشاكل الهامة التى تهدد مصير الثورة الخضراء وعدم تحقيق وسائل الأمن الغذائى من الإنتاج النباتى سواء الحاصلات البستانية والنباتات الحقلية. كما أن الملوحة الزائدة

فى الأراضى الزراعية تمثل أهم العوامل الرئيسية التى تقلل الكفاءة الإنتاجية للنباتات الاقتصادية نتيجة تركيز أملاحها الضارة فى المحلول المائى للتربة وذلك للأسباب التالية:

أ- تراكم الضغط الأسموزى لمحلول التربة الزراعية لتوافر أملاح الصوديوم الكلوريدية أو الكبريتية تحت تركيزات مرتفعة مما تعيق الجذور لإمتصاص الماء والغذاء من الماء الأرضى.

ب- تراكم الأيونات بكميات مرتفعة إما لأحد أو أكثر من معدن من العناصر الغذائية ، ثم تجميعها داخل خلايا الأنسجة النباتية مسببة سُميتها ثم موت النباتات عقب ذلك.

ت- إرتفاع الضغط الاسموزى لمحلول التربة مشاركا مع السمية الناتجة من الأيونات لأحد العناصر أو أكثر داخل النباتات مسببة نوعاً من الاختلال فى التوازن الغذائى.

ث- الاختلال فى الاتزان الهرمونى الذى يتحكم فى النمو مسبباً زيادة التركيز فى مستوى الممانعات الطبيعية مثل حامض الأبسيسيك ونقص فى مستوى المنشطات الطبيعية مثل الجبريلينات والسيبتوكينينات.

ج- التثبيط لعملية التمثيل الضوئى وعدم انتقال المكونات الأيضية والتمثيلية الى جميع خلايا أنسجة النبات.

بجانب ذلك فظاهرة ضعف النمو لجميع أفراد المملكة النباتية والنامية فى البيئة الملحية أو الوسط المالحى مع كلوريد الصوديوم أو كبريتاته، أو ضعف النمو النباتى، لايرجع الى تركيز هذه الأملاح الذائبة أو تراكمها فى محلول التربة الزراعية بل يعزى الى الضغط الازموزى الناشئ من زوبان هذه الأملاح فى الماء الأرضى الذى يؤثر بدوره على قلة أو ضعف النمو مع ظهور بعض الأعراض أو العلامات

الواضحة التي يمكن رؤيتها بالعين المجردة وتعرف بالأعراض الخارجية مورفولوجيا وأخرى لا يمكن مشاهدتها لأنها تحدث داخل النباتات نتيجة الاختلال في التوازن الهرموني أو الغذائي أو كلاهما معا وتسمى بالتغيرات الداخلية كيميائياً ، إن هاتين الظاهرتين بنوعيهما قد تؤديان الى ذبول النباتات وجفافها ثم موتها في النهاية.

في السنوات الأخيرة ، أمكن التغلب على الآثار الضارة من البيئات الملحية في الأراضي الضعيفة، والنامى في وسطها النباتى الذى تتأثر بالضرر السيئ بفعل الملوحة المرتفعة من أملاحها الزائدة وذلك عن طريق بعض الوسائل مثل استخدام أحد أو أكثر من منظمات النمو الكيميائية بواسطة عملية النقع لبذور النباتات فى محاليلها وذلك قبل نثرها فى هذه الأراضي الضعيفة ، أو برش النباتات النامية بأحد أو أكثر من محاليل هذه المنظمات مثل الجبريللين أو السيتوكينين أو الأيثيريل (الأسيفون) أو السيكوسيل أو الآلار أو الفوسفون أما قبل ظهور العلامات الضارة من أجل الوقاية أو بعد ظهورها من أجل العلاج، بغية رفع الانتاجية لهذه النباتات من حيث المحصول الورقى أو الانتاج الزهرى أو الثمرى أو المنتجات الأولية الناتجة من هذه النباتات النامية فى البيئة الملحية للأراضي القلوية أو الملحية الضعيفة.

وعمليتى نقع البذور قبل الزراعة أو رش النباتات الكاملة بعد زراعتها بأحد محاليل المنظمات النمو الكيميائية ، تعتبر من أهم التطبيقات البيوتكنولوجية خاصة فى المناطق الحارة ذات الأراضي الملحية أو فى المناطق الزراعية الخصبة التى تروى صناعياً باستخدام أحدث وسائل الري بالتنقيط أو بالرش التى تسرع أو تتشط لظاهرة أو لعملية التظهر الملحي المسنولة عن ضعف النباتات واحتراقها وذبولها ثم موتها. واستخدام منظمات النمو الكيميائية فى مثل هذه الظروف القاسية من الملوحة قد يهدف الى التغلب على فعالية التثبيط على النمو والانتاج لاحداث التأثير البيولوجى المعاكس بغية الوصول الى حالة النباتات لنموها الطبيعى اللازم لرفع كفاءتها حيويًا لكي تنمو تحت ظروف الملوحة المرتفعة أو غير الطبيعية دون حدوث أية أضرار سيئة على أعضائها الخضرية أو الجذرية والثرمية ومحتواها الكيميائى المعدنى أو العضوى.

بناء على ماسبق، يجب القاء الضوء بصورة واضحة المعالم على التأثيرات الضارة للفعالية المثبطة من الملوحة والأخرى المنشطة المعكسة من الفعالية لمنظمات النمو الكيميائي وتأثيرهما المشترك على نفس النبات النامي وسط الظروف القاسية من الملوحة الطبيعية أو الصناعية، مع تحديد مدى الاستجابة للنباتات مورفولوجيا وكيميائيا للتأثير المتبادل والمشارك بين الملوحة ومنظمات النمو الذى يمكن تلخيص الفعالية لكل منهما وذلك على النحو التالى:

#### أ- فعالية الملوحة الضارة على النباتات :

يتم حدوث التأثيرات الضارة للملوحة القاسية للأراضى الملحية وإظهار فعاليتها السينة على النباتات النامية فى وسط بيئتها وقد تطرأ على هذه النباتات الأعراض والعلامات للصفات التالية:

##### ١- مقاومة النباتات

##### ٢- النمو الخضرى والجذرى

##### ٣- التركيب التشريحي

##### ٤- المحتوى الكيماوى للمواد العضوية والعناصر المعدنية

#### ب - الفعالية المشتركة للملوحة ومنظمات النمو الكيميائية على النباتات :

يمكن حدوث التأثيرات المعاكسة على الفعالية الضارة للملوحة بواسطة المنشطات النافعة لمنظمات النمو الكيميائية على نفس النباتات ، النامية فى الوسط الملقى ، التى تنعكس عليها بالنفع والفائدة مبيناً ذلك تبعاً للصفات المذكورة سابقاً لفعالية الملوحة الضارة على النباتات .

## ١ - فاعلية الملوحة الضارة على النباتات :

### ١- مقاومة الجفاف :

ثبت بالتجربة أن كثيراً من البذور، لأنواع مختلفة من النباتات المتباعدة عائلياً، لا تنبت في الملوحة عالية التركيز أو الأراضي الملحية نتيجة عدم مقدرة البذور حيويًا على الانبات بسبب تلف الأعضاء الجنينية عندما تصل تركيزات الملحية أكثر من ٤٠٠٠ جزء في المليون على بذور البصل والفول البلدى على التوالي .

حتى النباتات كاملة النمو قد تتأثر هي الأخرى بالتأثيرات الضارة الناتجة من ملوحة الوسط التي تعيش تحت ظروفه لعدم تحملها التركيزات العالية من الملوحة الذائبة في محلول البيئة المائي ، حيث أثبت Mandour وآخرون (١٩٧٩) أن نباتات الخل الشيطاني لا تتحمل الملوحة أكثر من ٥٠٠٠ جزء في المليون من كلوريد الصوديوم . والمستويات المرتفعة من الملوحة ٧٥٠٠ ، ١٠٠٠٠ جزء في المليون قد تؤدي الى خفض النسبة المئوية للنباتات الحية والتي تتحمل الملوحة العالية وتبقى حية الى ٣٢% ، ٦٠% على التوالي وأضاف Tawfik (١٩٨٦) أن شتلات خشيشة الليمون لم تقاوم الملوحة تحت ظروف التركيزات العالية ٥٠٠٠-١٠٠٠٠ جزء في المليون المكونة من كلوريد الصوديوم وكلوريد الكالسيوم (١:١) حتى لمدة ٢٤ ، ١٦ أسبوع على التوالي وظهر على نموها الجفاف والموت الفعلي ، بينما أمكن الحصول على حشتين أو قطفتين للنباتات النامية تحت تركيزات منخفضة تصل الى ٢٥٠٠ جزء في المليون وموت البذور أو البادرات الصغيرة حتى النباتات الكبيرة تحت ظروف الملوحة القاسية يعزى الى الضعف الازموزي لمحاولة الوسط البيئي الذي يعيق امتصاص البذور أو الجذور للماء والغذاء أو الى تراكم أملاح الوسط داخل أنسجتها الحية الى سميتها وموتها بسبب تراكم هذه الأيونات بداخل خلاياها .

بجانب ذلك ، قد تبدوا من ظهور بعض العلامات أو الأعراض على أعضاء المجموع الخضرى الهوائى للبادرات والنباتات النامية وسط المحلول الملحي أو في

الأراضي الملحية أو القلوية مرتفعة التركيزات من أملاح الصوديوم الكلوريدية والكبريتية أو أملاح الكالسيوم الكلوريدية ، وهذه الأعراض يمكن مشاهدتها بالعين المجردة مثل الأوراق الحديثة ذات اللون الأخضر الداكن محترقة حوافها وقمة نصلها ثم جفافها وموتها وتساقطها وتعرف بعلامات الضرر الصوديومي أو سقوط الأوراق وموت الفروع الغضة حديثة التكوين تبعاً لدراسة Gouch (١٩٤٤) ؛ Hayward (١٩٤٩) على نباتات الفاصوليا . حتى نبات الطماطم النامي وسط الملوحة المرتفعة تكون ضعيفة النمو الخضري قليلة التفريع الجانبي مع ظهور بعض البقع الصفراء على الأوراق ثم ذبولها وتساقطها خاصة السفلية منها تبعاً لدراسة Stevens وآخرون (١٩٦٣) .

## ٢- النمو الخضري والجذري :

من نتائج التجارب الحقلية والمعملية ، استخلصت البيانات الدقيقة على النباتات النامية في الأراضي الملحية والبيئات الصناعية مرتفعة الأملاح الصوديومية والتي تثبت أن الملوحة تعمل على تقدم السيق الرئيسية وتقلل تكوين الفروع الجانبية حاملة أوراق قليلة العدد صغيرة الحجم ولمساحة مما ينعكس ذلك على النمو الخضري والجذري مسبباً ضعف كل منهما سواء في الحجم أو الوزن لكثير من النباتات المختلفة تبعاً لدراسة كل من القمح والذرة والأرز والقطن والبصل والبامية والعنب والتينوليب والورد وحشيشة الليمون والبنوع والسكران المصري والخلة الشيطاني .

وتحت الظروف المصرية أعلن عن نفس السلوك في الظواهر المورفولوجية السيئة نتيجة نمو الدائورة في الوسط الملحي من كلوريد وكبريتات الصوديوم مبيناً تأثيرها على النمو الخضري والجذري :

وتفسير فعالية الملوحة الضارة على النمو الخضري والجذري للنباتات النامية تحت ظروفها القاسية ترجع الى واحد أو أكثر من العوامل التالية:

أ- منع النشاط المرستيمى ووقف استطالة الخلايا فى القمم النامية منعكسا ذلك على تقزم النباتات.

ب- منع النشاط المرستيمى للقمم النامية والانسجة المرستيمية مثل البراعم الجانبية وعدم تكشفها بتحويلها الى نموات خضرية مثل الفروع او زهرية مثل الازهار والنورات.

ج- منع النشاط الكامبيومى فى كل من السوق والجذور الذى يسبب عدم زيادة السمك فى كل منهما، مع عدم زيادة حجم الخلايا المرستيمية الحديثة ومنع تحويلها الى الخلايا البالغة البرنشيمية منعكساً ذلك على ضعف النمو العام للنباتات .

د - عدم إنتظام النشاط المرستيمى نتيجة لنقص الماء فى داخل النباتات أو لعدم الاتزان المعدنى أو لعدم امتصاص الغذاء العنصرى واستغلاله فى عمليات التمثيل والأيض .

و- تداخل الأنيونات مثل الكلوريدات والكاتيونات مثل الصوديوم فى عملية التنظيم للجهاز الثغرى فى فى الأوراق النباتية ومعاكستها فى عملية القفل للثغور مسببة لذلك زيادة فقد فى الماء الداخلى الى خارج النبات ممايساعد ذلك على ظهور أعراض الجفاف مثل الذبول .

### ٣ - التركيب التشريحي لأعضاء النبات :

#### أ - العروق الوسطية للأوراق :

تعمل الملوحة العالية ذات التأثير المعنوى على نقص عدد الأذرع الخشبية وصيق أوعيتها الناقلة حتى عناصر اللحاء الداخلية هى الأخرى قد يقل عددها فى العروق الوسطية لأوراق النباتات النامية فى الوسط الملحي . وهذا النقص فى عناصر الأوعية الناقلة لكل من الخشب واللحاء يعزى الى انخفاض النشاط الكامبيومى وصغر

حجم الخلايا البالغة منعكساً ذلك على نمو الورقة مسبباً صغر حجمها وقلة مساحتها ووزنها في النباتات النامية تحت ظروف البيئة الملحية مرتفعة التركيز من الأملاح .

#### ب - نصل الورقة الخوصية :

زيادة سمك الطبقة العمادية والأخرى الاسفنجية المكونة للنسيج الوسطى للورقة مما ينعكس على سمك النصل فيصير كبيراً نتيجة غزارة الفراغات البينية في الطبقة الاسفنجية مع كبر حجم الخلايا وتثبيط الانقسام الخلوى على أوراق نباتات الدخان والخروع والداتورة والنامية في وسط ملحي شديد .

#### ج - الجذور :

صغر حجم الاسطوانة الوعائية لقلة إتساع قطرها مسببة نقصاً في عدد عناصر اللحاء والخشب في الجذور الثانوية على نباتات الطماطم والداتورة ، وهذا النقص في الأوعية الناقلة في الجذور يعزى الى فعالية الملوحة الضارة التي تعمل على تثبيط النشاط الكامبيومى الذى يسبب بدوره تقليل التكشف للأنسجة الناقلة أو التوصيلية منعكساً ذلك على صغر حجم الجذور وخفض وزنها وقصر طولها .

#### د - السوق :

زيادة قطر السلاميات ، وسمك طبقة القشرة لاتساع قطر خلاياها البارانشيمية، وإتساع قطر الحزم الوعائية خاصة اللحاءية مع كثرة عددها .



#### ٤ - المحتوى الكيميائي للمواد العضوية والعناصر المعدنية :

##### أ - المواد العضوية :

وهي المواد التي يقوم النبات بتمثيلها داخلياً وأهم مكوناتها هي : الصبغات الخضراء ، السكريات ، الأحماض الأمينية ، الفينولات ، الزيوت العطرية ، القلويدات .

١- الصبغات الخضراء : جميع النباتات التي تنمو في البيئات الملحية مرتفعة التركيز من الأملاح الصوديومية تصغر أوراقها نوعاً نتيجة قلة المحتوى من الكلوروفيل في أوراق الخس والكرنب ، والموايح ، والطماطم . نقص الصبغات الخضراء في الأوراق يعزى إلى عدم إحتواءها على عنصر الحديد الكافي لدخوله في تركيب الكلوربلاستيدات ، المسؤولة عن تخليق وإنتاج البروتينات حيث الملوحة تعميق امتصاص الجذور لهذا العنصر من محلول التربة . أن أنيونات الأمونيوم التي تتركز نتيجة تجمعها في الأوراق قد تعمل على تكسير الكلوروفيل من خلال تهشيم لبلاستيدات وتهتكها لوجودها في نصل أوراق النباتات النامية في وسط بيئي مرتفعاً في أملاحه الأمونيومية منها : نترات الصوديوم . أن عملية التمثيل الضوئي قد تقل كفاءتها بصورة معنوية تصل إلى ١٠% في النباتات النامية في وسط ملحي لصغر حجم أوراقها وقلة مساحتها الكلية عند مقارنتها بالنباتات العادية والنامية في وسط متعادل ، لأن الأوراق الخضراء تعتبر المركز الرئيسي لهذه العملية الحيوية في لنباتات الخضراء .

٢- السكريات : نتائج الدراسات القديمة تبرهن على أن الملوحة قد تعمل على تشييط تراكم المواد الكربوهيدرات الكلية في النباتات النامية في البيئة الملحية . كما وجد أن السكريات الذائبة والمختزلة تتزايد كل منهما كميًا في النبات كلما إرتفع مستوى التركيز الملحي في البيئة ووجد أن إرتفاع معدل السكروز والسكريات الذائبة في نباتات الشعير نتيجة تراكم المواد الكربوهيدراتية مرتبطاً بتحكم الأملاح في داخل الأنسجة النباتية مع تداخل كل منهما للمحافظة على تركيزهما داخل الخلايا مما ينتج

من هذا لتلازم عدم حركة كل منهما من نسيج الى آخر بالرغم من استمرار عملية التمثيل الضوئي عندما تنمو النباتات في بيئة ملحية أو وسط غذائي مركز. إن محصلة النمو الخضرى تكون منخفضة، في حين معدلات التمثيل ثابتة في معدلها مما ينعكس ذلك على تراكم الكربوهيدرات المتبقية بتركيز مرتفع، لأن النباتات العادية، أو الطبيعية والنامية في الأراضي المتعادلة أو القوية الخصوبة، قد نقل في أنسجتها المستوى الكربوهيدراتي بصورة سريعة لاستخدامه في تكوين الخلايا الجديدة وإنتاج النموات والفروع الخضرية والدخول في عمليات التمثيل الأخرى لتكوين المواد الأولية ذات المسارات الكيميائية المعقدة مثل الجليكوسيدات والزيوت العطرية. وأن نباتات المراعى النامية في البيئة الطبيعية والمضاف إليها أسمدة صوديومية في صورة تسميد ورقى أو أرضى مما يجعلها تنتج كميات منخفضة من النشا لتحويله الى السكريات الذائبة وخاصة السكروز. إلا أن الملوحة تعمل بصفة عامة على تقليل مستوى السكريات الأحادية وتركيز السكريات الثنائية. حتى اختفاء الأولى مثل الجلوكوز وتراكم الثانية مثل السكروز.

٣ - الأحماض الأمينية : أثبتت الدراسات القديمة أن الملوحة تقوم بفعاليتها الضارة على خفض المستوى النتروجيني الكلى في أعضاء النباتات المختلفة على نباتات الفاصوليا والبسلة والأرز.

وحديثاً وجدت النباتات النامية في الوسط الملحي تحتوى على كميات مرتفعة من الأحماض الأمينية الحرة ولأمينات، إلا أن جزءاً من هذه المواد النتروجينية تمثل مصدراً ضاراً في النباتات نتيجة فعاليتها السمية الذى يعمل على منع النمو على القمح والشعير وعلى قصب السكر.

ومن أهم خصائص الملوحة الأرضية هي: العمل على سيادة بعض الأحماض الأمينية في النباتات دون البعض الآخر، وعلى رأسها حامض البرولين الذى يزداد تبعاً لارتفاع معدل الملوحة كما في الأرز والكافور وحشيشة الليمون.

## ب - الفاعلية المشتركة للملوحة ومنظمات النمو على النباتات :

من المعروف علمياً أن الملوحة الطبيعية أو الصناعية فى الأوساط البيئية التى تنمو فيها النباتات المختلفة تتميز بالفاعلية الضارة التى تعمل على وقف النمو الخضرى والجذرى نتيجة تأثير الملوحة بيولوجياً على منع أو تثبيط المنشطات الطبيعية للنمو مثل الجبريلينات والسيتوكينينات متلازمة مع تنشيط المناخات الطبيعية للنمو مثل: حامض الأبسيسك منعكساً تأثيره على ضعف النباتات لخفض نموها خضرىاً وجذرياً. وعن أهم التطبيقات الزراعية المفيدة فى الانتاج النباتى هى الغاء التأثيرات الضارة لفاعلية الملوحة أو الوسط البيئى للأراضى الملحية والقلوية ذات الأثر السئ على نمو النباتات النامية تحت ظروفها القاسية عند معاملة المجموع الخضرى بأحد أو أكثر من محاليل منظمات النمو الكيميائية فى صورة محاليل للرش الخضرى لاستئناف نشاطها الطبيعى فى النمو العادى دون أن يتأثر انتاجها المحصولى أو الثمرى لنموها فى الوسط الضار الملحى.

لذلك يجب توضيح الفاعلية النافعة لمنظمات النمو الكيميائية نتيجة الغاء الفاعلية الضارة لملوحة الوسط البيئى أو للأراضى الملحية على النباتات التى تعيش تحت ظروفها القاسية، مبيناً مظاهر النفع والفائدة على الصفات المورفولوجية والتشريحية والكيميائية للنباتات المعاملة لمنظمات النمو والنامية فى الوسط الملحى كما يلى:

### ١ - مقاومة الجفاف :

البذور التى لاتتبت فى الأراضى الملحية أو الوسط الملحى من كلوريد الصوديوم أو كبريتات الصوديوم أو كلوريد الكالسيوم، يمكن انباتها ورفع حيويتها عندما تنقع لمدة ١٢-٢٤ ساعة فى محلول حامض الجبريلليك قبل زراعتها فى البيئات الملحية للتغلب على الآثار السيئة لتركيز أملاح الوسط المائى. وأن منع الانبات لبذور الخس فى الوسط البيئى المحتوى على المانيتول (٠.١٥ ضغط أسموزى) قد ترتفع حيويتها

بإنباتها سريعاً عندما تنقع في محلول الجبريلين (٢٥-٥٠ جزء في المليون) . ولمدة لاتقل عن ١٢ ساعة.

حتى البادرات والشتلات والنباتات الكاملة قد تموت سريعاً بعد إنباتها بفترة قصيرة أو طويلة نتيجة الأثر السيئ للملوحة الوسط، حيث يمكن التغلب على هذه الآثار الضارة والمميته عند استخدام محاليل منظمات النمو الكيمائية . على سبيل المثال، أن بادرات الخلة اشيطاني يمكن تحملها لمقاومتها للملوحة عندما تروى بماء الرى الذى يحتوى على ٥٠٠٠ جزء في المليون من كلوريد الصوديوم، والى حد ما حتى ٧٥٠٠ جزء في المليون، الا أن معاملة البادرات رشاً بمحلول السيكوسيل (١٠٠٠ - ٢٠٠٠ جزء في المليون) لزيادة مقاومة هذه النباتات ورفع عدد النباتات المتبقية دون حدوث أى تأثير مميت عليها حيويًا . وأن منظمات النمو لم تعطى تحسناً لمقاومة نباتات حشيشة الليمون للتركيز المرتفع ١٠٠٠٠ جزء في المليون من كلوريد البوتاسيوم وكلوريد الكالسيوم (١:١) فى الوسط البيئى لأن ذلك أدى الى موتها جميعاً، بعكس ظهور بعض المقاومة لهذه النباتات تحت تركيز ملحي ٥٠٠٠ جزء في المليون عندما ترش بمحلول الجبريلين أو السيكوسيل أو الكينيتين بتركيز ١٠٠٠ ، ٥٠٠ ، ٥ جزء في المليون على التوالي.

## ٢ - النمو الخضرى والجذرى :

التأثير الضار والمثبط لنمو النباتات المختلفة والنامية تحت الظروف القاسية من الملوحة يمكن ارجاعها الى عدم مقدرة هذه النباتات على الماء بصورة كافية من أجل الارتواء والغذاء نتيجة الفعالية المعاكسة لملوحة الوسط من الأيونات المسببة لارتفاع الضغط الأسموزى أو سميتها لتراكمها فى خلايا الجذور مسببة نوعاً من الخلل الداخلى فى عدم تحمل النباتات من امتصاص الماء ومابه من غذاء معدنى مما ينعكس بالضرر على خطوات التمثيل والأيض العضوى فى النباتات نفسها كما يؤيد ذلك أن عملية تحطيم وتكسير الكلوروفيل والبروتين تكون سريعة فينخفض مستوى كل منها مع

ارتفاع معدل الأحماض النووية خاصة الريبونوكليك في أوراق الفاصوليا النامية في الوسط الملحي لكلوريد الصوديوم (٤ ضغط جوى).

ويمكن التغلب على الضرر السيئ من نمو النباتات تحت ظروف قاسية من الملوحة باستخدام أحد منظمات النمو الكيميائية التي تمثل أهم التطبيقات الزراعية لالغاء الآثار الضارة الناجمة من فعالية الأراضى الملحية أو القلوية لزيادة المحصول والانتاج فى النباتات الاقتصادية، وذلك على النحو التالى:

أ- حامض الجبريلليك : من الدراسات المصرية ، أن نباتات اللوبيا النامية تحت ظروف بيئة من الوسط الملحي مع حامض الجبريلليك النامية فى ظروف عادية خالية الملوحة مع حامض الجبريلليك قد تعطى النباتات فى كل الوسطين نمواً واضحاً لكل من المجموع الخضرى أو الجذرى محتوية على كميات قليلة من المواد السكرية الزائبة الكربوهيدرات المعقدة. وأن حشيشة الليمون النامية فى الوسط الملحي من كلوريد الصوديوم وكلوريد الكالسيوم (١٠١) والمعاملة رشاً بحامض الجبريلليك (١٠٠ جزء فى المليون) قد تستطيل ارتفاعها طولياً وتزداد أوراقها الشريطية، دون أن يؤثر هذا الهرمون المنشط بانغاء الأثر المثبط على نقص الوزن الخضرى الطازج والجاف لهذه النباتات.

بجانب ذلك ، أن حبوب القمح المنقوعة فى محلول حامض الجبريلليك (٢٠٠ جزء فى المليون) وزراعتها فى بيئات ملحية (١٢ ملليموز) قد تعطى نباتات مرتفعة القياسات الخضرية والثرمية. بينما برهن أن حامض الجبريلليك يقوم بتأثيره المنشط على إستطالة النمو وكبر حجم البذور لسلالتين من البسلة دون أن يؤثر على عدد الأوراق والمادة الجافة والأزهار عندما تنمو هاتان السلالتان فى الوسط الملحي .

ب - الأوكسين : ثبت بالتجربة أن البذور النباتية المنقوعة لمدة ٢٤ ساعة فى محاليل الأوكسينات خاصة إندول حامض الخليك (١٠٠ - ١٠ جزء فى المليون) قد تنبت سريعاً وينشط نموها الجذرى كما فى بذور القمح والذرة والشوفان والتمرس

وبالسلة والفول . وقد لاحظ عند نقع حبوب القمح في محلول اندول حامض الخليك (١،٠-٧،٠ جزء في المليون ) لمدة ٢٤ ساعة ثم زراعتها في وسط ملحي من كبريتات الصوديوم ٦% ، والنتائج المتحصل عليها تشير الى تقزم الجذور الرئيسية مع التغلب على الآثار الضارة بفعل الملوحة بواسطة الأوكسين الممتص بالبذور مما يزيد من انتاجها الثمرى ؛ ويستنتج أن الأوكسينات لها تأثير مزدوج على نشاط الجذور من حيث استطالة الجذور الثانوية والتغلب على الأثر المثبط بفعل الملوحة منعكسا ذلك على النمو والانتاج .

جـ - السيتوكينين : أثبتت التجارب الحقلية والمعملية أن نقص الماء في النباتات المعرضة لعوامل العطش والجفاف أو الملوحة العالية قد يؤدي الى خفض النشاط الحيوي لتكوين السيتوكينينات في عصارة الجذور لكثير من النباتات مثل عباد الشمس والدخان ويعزى الى عدم انتقال السيتوكينينات من الجذر الى الورقة . وأمكن التغلب على فعالية الملوحة (٢٠ - ٤٠%) المؤثرة بالضرر على نمو نباتات الداتورة *D. innoxia* عند إضافة محلول الكينيتين (١-٥ جزء في المليون ) رشاً على المجموع الخضرى هوائياً مما يزيد من حجم الأوراق وتقل أوزانها ، ويعزى ذلك الى تحسين التوازن الهرموني من منشطات النمو وخفض مانعات النمو في الأنسجة الورقية مسبباً في زيادة إنقسام الخلايا وإنتاج المواد الأيضية المختلفة كما تلاحظ أن كلوريد الصوديوم المكون الرئيسى لمحلول التربة النامى فيها نبات الفاصوليا قد يساعد على دخول الأوراق لشيخوختها سريعاً ، وعند إضافة الكينيتين الى أوراقها قد يفيد في تأخير الشيخوخة . وفي مصر وجد أن معاملة نباتات حشيشة الليمون النامية في وسط ملحي والمعاملة رشاً بالكينيتين تزداد استطالتها وتكثر خلفاتها تماماً كما في نباتات الداتورة لارتفاع سوقها وكثرة أوراقها نتيجة دفع السيتوكينين الى سرعة ونشاط الانقسام في الخلايا النباتية .

د - الايثيلين : عندما تعامل بعض النباتات المختلفة بمنظمات النمو الكيميائية مثل الأثيريل Ethrel أو الأثيفون Ethephone (١٠٠ جزء في المليون) رشاً على

مجموعها الخضرى والنامية فى وسط ملهى ٠.١ - ٠.٢ ٪ ، قد تتغلب على الأثر المثبط لنمو بفعل الملوحة وذلك بإستطالة سوقها وكثرة تفرعها وتقل وزنها الخضرى والجذرى كما فى نباتات الجيرانيوم ، السكران المصرى والجلادبولس والداتورة ، بينما لايستطيع الاثيفون على ازالة الفاعلية الضارة للوسط الملهى ٠.٤ ٪ عندما تنمو نباتات الداتورة فى هذه البيئة القاسية من الملوحة . والزيادة المعنوية الناتجة من فعالية هذا المنظم الكيمائى فى القياسات الخضرية للنباتات المعاملة منفردة أو مجتمعة مع هذا الوسط الملهى تعزى أساساً الى أن الاثيفون يشجع عمليات البناء بصورة معنوية عن عمليات الهدم لمكونات الأيض الناتجة من عمليات التمثيل .

هـ - السيكوسيل : من التجارب للحقلية والنتائج العلمية ، أن السيكوسيل يمثل أحد منظمات النمو الكيمائية والناتجة صناعياً ذات للفعالية المثبطة بيولوجياً على تقزم النباتات لقصر سلامياتها مع زيادة التقريع الجانبى لالغائة للسيادة القمية ، كما يزيد من الوزن الكلى للمجموع الخضرى ويرفع الانتاج الثمرى لكثير من الحاصلات النجيلية والنباتات الأخرى .

وبالنسبة لالغاء السيكوسيل الفعالية الضارة على النباتات لنموها فى البيئة الملحية ، أثبتت الدراسات المصرية أن نباتات الداتورة المعاملة رشاً بالسيكوسيل والنامية فى الوسط الملهى (٠.١ - ٠.٤ ٪) قد تتحمل الأضرار الناشئة من التأثيرات المثبطة للملوحة نتيجة الزيادة فى وزن سوقها ومجموعها الخضرى والجذرى . كما أن إنزيمات Catalase, cytokinase, ATP-ase قد تزداد فعاليتها بيولوجياً فى أوراق النباتات المعاملة بالسيكوسيل والنامية فى ظروف قاسية من الجفاف والعطش ممايساعد على توفير الماء والمحافظة على العلاقات المائية لاستمرار عمليات التمثيل والأيض والهدم لأنها تعمل على قتل الثغور أو العمل على عدم إتساع فتحاتها عند إستعمال هذا المثبط على نبات الطماطم تحت الظروف القاسية من العطش والجفاف ومعاملة نباتات الخلة الشيطانى بسيكوسيل (٢٠٠٠ - ٤٠٠٠ جزء فى المليون) والنامية فى وسط ملهى (٥٠٠٠ جزء فى المليون من كنوريد الصوديوم) قد يساعدها على تحمل تموحة در

ظهور أية أعراض فسيولوجية على أعضائها ، إلا إذا زرعت في بيئة ملحية عالية التركيز تفوق ٧٥٠٠ جزء في المليون ، مع ملاحظة أن النباتات المعاملة بالسيكوسيل ( ٢٠٠٠ جزء في المليون ) والنامية تحت ظروف الملوحة العالية ( ٧٥٠٠ جزء في المليون ) قد تحسنت نمواتها الخضرية والثمارية أكثر من معاملاتها بالتركيزات المنخفضة من السيكوسيل ، ويعزى الى نشاط هذا المثبط الصناعي على زيادة امتصاص الماء بواسطة جذور الخلة الشيطاني مما يساعدها على مقاومتها للتأثير السام لملوحة الوسط البيئي .



## مراجع مختارة

- 1- Aldesuquy, H. S. (1998): Effect of seawater salinity and gibberellic acid on abscisic acid, amino acids and water - use efficiency by wheat plants. *Agrochimica* 42: 147-157.
- 2- Aldesuquy, H. S. and Ibrahim, A. H. (2001): Water relation, abscisic acid and yield of wheat plants in relation to the interactive effect of seawater and growth bioregulators. *Agronomy & Crop Science* 187: 185-193.
- 3- Apse, M. P.; Aharon, G. S.; Snedden, W. A. and Blumwald, E. (1999) : Salt tolerance conferred by over expression of vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiport in Arabidopsis . *Science* 285:1256-1258 .
- 4- Boston, R. S.; Viitanen, P. V. and Vierling, E. (1996) : Molecular chaperones and protein folding in plants . *Plant Mol. Biol* 32:191-222 .
- 5- Bray, E. A.; Bailey-Serres J. and Weretilnyke, E. (2000) Responses to abiotic stresses . In *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*, B. Buchanan, W. Gruissem, and R. L. Jones (eds.), American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD. pp. 1158-1203 .
- 6- Bressan, R. A.; Nelson, D. E.; Iraki, N. M.; Larosa, P. C.; Singh, N. K.; Hasegawa, P. M. and Carpita, N. C. (1990) : Reduced cell expansion and changes in cell wall of plant cells adapted to  $\text{NaCl}$  . In *Environmental Injury to Plants*, F. Katterman, ed., Academic Press, New York, pp. 137-171 .
- 7- Buchanan, B. B.; Gruissem, W. and Jones, R. eds. (2000) : *Biochemistry & Molecular Biology of Plants* . American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD.
- 8- Burssens, S.; Himanen, K.; Van de Cotte, B.; Beeckman, T.; Van Montagu, M.; Inze, D. and Verbruggen, N. (2000) : Expression of cell cycle regulatory genes and morphological alteration in

- response to salt stress in *Arabidopsis thaliana* . *Planta* 211:632-640 .
- 9- Davies, W. J.; Wilkinson, S. and Loveys, B. (2002) : Stomatal control by chemical signaling and the exploitation of this mechanism to increase water-use efficiency in agriculture . *New Phytol.* 153:449-460 .
  - 10- Drew, M. C. (1997) : Oxygen deficiency and root metabolism : Injury and acclimation under hypoxia and anoxia . *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48:223-250.
  - 11- Drew, M. C.; He, C. J. and Morgan, P. W. (2000) : Programmed cell death and aerenchyma formation in roots . *Trends in Plant Science* 5:123-127 .
  - 12- Guy, C. L. (1999) : Molecular responses of plants to cold shock and cold acclimation . *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.* 1:231-242 .
  - 13- Hartung, W.; Wilkinson, S. and Davies, W. J. (1998) : Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary sites of action at the guard cell . *J. Exp. Bot.* 49:361-367 .
  - 14- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K., and Bohnert, H. J. (2000) : Plant cellular and molecular responses to high salinity . *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51:463-499 .
  - 15- Hong, S. W. and Vierling, E. (2000) : Mutants of *Arabidopsis thaliana* defective in the acquisition of tolerance to high temperature stress . *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:4392-4397 .
  - 16- Kawasaki, S.; Brochert, C.; Deyholos, M.; Wang, H.; Brazille, S.; Kawai, K.; Galbraith, D. W. and Bohnert, H. J. (2001) : Gene expression profiles during the initial phase of salt stress in rice . *Plant Cell* . 13:889-906 .

- 17- Queitsch, C.; Hong, S. W.; Vierling, E. and Lindquist, S. (2000) : Heat shock protein 101 plays a crucial role in thermotolerance in *Arabidopsis* Plant Cell 12:479-492
- 18- Sauter, A.; Davies W. J.; and Hartung W (2001) : The long distance abscisic acid signal in the droughted plant : The fate of the hormone on its way from the root to the shoot . J. Exp. Bot. 52:1-7 .
- 19-Shi, H.; Ishitani, M.; Kim, C. and Zhu, J. K. (2000) : The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97:6896-6901 .
- 20- Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2000) : Molecular responses to dehydration and low temperature : Differences and cross-talk between two stress signaling pathways . Curr. Opinion in Plant Biol. 3:217-223 .



الفصل السادس عشر

الجفاف

*Drought*



## مقدمة :

يقصد بالجفاف نقص ماء التربة الميسور الذي يؤدي إلى نقص كمية الماء الداخلي للنبات بدرجة تقلل من نموه . وبالرغم من أن ضرر الجفاف يسببه أساسا نقص ماء التربة ألا أن الضرر يزداد بالعوامل الجوية المختلفة مثل درجة الحرارة المرتفعة والرطوبة المنخفضة والرياح التي تزيد من سرعة النتح التي تعجل بدورها من حدوث نقص الماء الداخلي .

وهناك نوع آخر من الجفاف هو الجفاف الفسيولوجي Physiological Drought ينتج فيها نقص ماء النبات الناتج عن برودة التربة أو ارتفاع الضغط الاسموزي للمحلول أو حدوث الغرق وقلة امتصاص الأوكسجين اللازم للتنفس والامتصاص فيقل بذلك امتصاص الماء رغم توفرة في التربة حيث يعاني النبات الجفاف لعدم قدرته على امتصاصه .

وقد وضعت عدة تفسيرات لتحمل ومقاومة النبات للجفاف نورد منها الآتي :

الرأي الأول لتفسير مقاومة النباتات للجفاف هو أن سرعة فقد الماء في تلك الأنواع تكون منخفضة لقلة الماء المفقود بالنتح ولكن هذا الرأي انتقد حيث أن كثير من النباتات التي تتحمل الجفاف تنتح بسرعة إذا ما زودت بالماء وبذلك يبدو أن انخفاض سرعة فقد لماء في تلك الأنواع يعزي أساسا لنقص كمية الماء الموجودة أصلا والميسورة للنبات .

اتجه الرأي إلى أن العامل الأساسي في مقاومة الجفاف هو مقدرة البروتوبلازم علي تحمل الجفاف وليس الصفات التركيبية التي تقلل من فقد الماء ويوجد اتجاه لقبول الراي بأن سبب مقاومة الجفاف يرجع لعدة عوامل منها تلك العوامل التي تؤجل جفاف البروتوبلازم بالإضافة إلى تلك العوامل التي تزيد من قدرته علي تحمل الجفاف .

يحدث الجفاف في كل حالات المناخ فتسبب فترة قصيرة غير ممطرة في المناطق الرطبة اثر فترة طويلة في مناخ شبه جاف ولا يتسبب الجفاف عن قلة المطر

فحسب فقد تسبب الحرارة المرتفعة جفاف المناخ بسبب حاجة النبات بدرجة كبيرة الى الماء لذلك تعمل الطرق الإحصائية المستعملة لكفاءة المطر فى انواع المناخ المختلفة كأساس لقياس جفاف الجو .

### أنواع ودرجات المقاومة للجفاف :

يمكن تقسيم انواع ودرجات المقاومة للجفاف الي ما يأتى :-

١ - بعض النباتات لا تتحمل الجفاف وتتأثر بسرعة او تموت بمجرد نقص الماء وذلك لأنها سريعة الجفاف مثل نباتات الظل :

٢ - نباتات كالصبار وغيرها من النباتات العصارية تخزن كميات كبيرة من الماء وفى نفس الوقت يفقد منها الماء ببطء لصغر سطحها الى حجمها وسمك الكيوتين وقلة الثغور فتكون مقاومتها للجفاف عالية .

٣ - نباتات تتحمل الجفاف لان بروتوبلازم خلاياها يمكن تجفيفه بدون حدوث ضرر مستديم مثل الحزازيات وبعض النباتات البذرية .

٤ - نباتات ذات مقدرة معتلة او محدودة لمقاومة الجفاف مصحوبة بميزات تركيبية تقلل من سرعة فقد الماء حيث تزيد الماء الممتص وبذلك تؤجل حدوث نقص حرج فى الماء الداخلى وتضم هذه المجموعة معظم المحاصيل

### التوازن المائى فى النباتات : Water balance in plants

من المعتقد أن النباتات البدائية قد نتجت فى البحار حيث لا يوجد نتح ولا ذبول ولا جفاف وحدثت الملازمات التى تيسر التوازن بين الفقد وامتصاص الماء فى اتجاهين :

أ - تكوين الأغشية غير المنفذ حيث يعيق السوبرين والكيوتين فقد الماء من سطح الورقة كما يمنع تبادل الغازات ولكن أمكن التغلب على هذه الصعوبة عن



طريق الثغور والعدسات .

ب - توفر الجذور ذات القدرة الفائقة على سحب الماء .

- لا يجب أن ينظر لوظيفة الثغور على أنها تعمل على فقد الماء ولكن هذا الفقد أمر لا بد منه عند نتحها لتسمح بتبادل الغازات  $CO_2 + O_2$  للنتح فائدة أخرى فهو يرفع معدل صعود المواد الغذائية المعدنية لأجزاء النبات ولكن إذا حدث النتح بدرجة أعلى اللازم كان أثره سينا على النبات فتفقد الخلايا ضغطها الابتدائي وتتعمل الوظائف المعتادة للبروتوبلازم .

- قد تسبب زيادة النتح بدرجة كبيرة تجفيف البروتوبلازم لأقل من الحد الأدنى الذي يسمح ببقائه حيا ويتغير معدل النتح بتغير القوة التبخرية للهواء التى يحددها نقص تشبع الهواء ودرجة تشبع انسجة الورقة بالماء التى تؤثر على فتح الثغر وقدرة غرويات البروتوبلازم على إعطاء الماء واستجابة الخلايا الحارسة للضوء الذى يعمل على فتح الثغور وزيادة نفاذية البروتوبلازم .

- تعرف النسبة بين امتصاص الماء بواسطة الجذور وفقده من خلال المجموع الخضري ( بالتوازن المائي للنبات ) وتوجد مظاهر خارجية وأخرى داخلية للتوازن المائي بالنبات والمظاهر الخارجية هي كمية الماء المتاح للأعضاء الماصة والعوامل التى تساعد على زيادة النتح وينخفض المحتوى المائي لدرجة قد تصل الى ٤٠% من الوزن الرطب فى بعض النباتات فى المناطق الجافة ويحدث عكس ذلك فى الليل فينعكس اتجاه توازن الماء لدرجة قد تصل به الى الإدماج .

- يظهر أن تركيب النباتات يتأثر بظروف التوازن المائي أثناء نموها أكثر من تأثيرها بأي عامل آخر للبيئة وتتميز النباتات النامية تحت ظروف غير ملائمة للتوازن المائي بالخصائص الآتية:

#### مظاهر تركيبية :

- أ - اختزال حجم المجموع الخضري .
- ب - زيادة حجم المجموع الجذري .
- ج - صغر حجم خلايا الأوراق وصغر مساحة النصل وصغر حجم الثغور وزيادة عدد الشعيرات في وحدة المساحة .
- د - سك الأدمة وجدر الخلايا وزيادة كمية الليبيدات على الأسطح .
- هـ - تكون جيد للنسيج العمادى وضعف تكوين النسيج الإسفنجي .
- و - صغر المسافات البينية .
- ز - صغر نسيج الخشب وزيادة نسبة الأنسجة الملجنة .

#### مظاهر وظيفية :

- ١ - معدل سريع للنتج لوحدة المساحة رغم قلة النتج .
- ٢ - معدل سريع للبناء الضوئي بالنسبة لوحدة المساحة .
- ٣ - نسبة قليلة للنشا : السكر .
- ٤ - ضغط أسموزى مرتفع .
- ٥ - لزوجة .

٦ - ارتفاع نفاذية البروتوبلازم .

٧ - زيادة نسبة الماء الموجودة بوحدة الوزن الجافة للأنسجة .

٨ - أزهار واثمار مبكر .

تحسين التوازن المائي للنباتات المنزرعة : .

من الممكن تحسين التوازن المائي للنباتات المنزرعة بالطرق الآتية:-

١- زيادة الماء بالري وتقليل معدل البخر بإضافة القش أو الملش بالبولى اثيلين وعمل مصدات الرياح أو تقليل مساحة الأوراق بالتقليم أو إضافة مادة دهنية شمعية لتقليل النتج .

٢- زيادة مقاومة النباتات للجفاف بتربية سلالات مقاومة للجفاف وزيادة المدة الزمنية بين فترات الري لتكوين الجذور العميقة الباحثة عن الماء فينتج عن تلك المعاملات فى البروتوبلازم تزيد من مقاومته للجفاف .

مقاومة الجفاف : Drought resistance

من الأهمية بمكان دراسة مدي مقاومة الأنواع المختلفة بل والأصناف المختلفة من النباتات المنزرعة وخاصة عند الزراعة في المناطق الجافة او التي تتعرض من فترة إلى أخرى لظروف الجفاف حيث يتوقف علي مدي مقاومة الصنف المنزرع للجفاف مدي نجاح زراعته في هذه المناطق والتي يطلق عليها مناطق جافة Arid Zones او مناطق نصف جافة Semiarid Zones وإصطلاح مقاومة الجفاف يمكن أن تطبق للإشارة إلى المعاني المختلفة والتي يتعرض لها النبات لفترات من نقص الماء او إلى الإجهاد المائي Water Stress في البيئة المحيطة به .

بصفة أساسية فإن النباتات المقاومة للجفاف هي النباتات التي تكون قادرة علي الحياة أي البقاء حية أما لان البروتوبلازم فيها قادرة علي احتمال انتزاع الماء منه

Dehydration دون حدوث ضرر دائم له أو لان له تركيب خاص أو أن من صفاته الفسيولوجية تجنب أو تحتمل ذلك المستوى المميت من نقص الماء أو فقده Water Stress .

وقد أشار Parker . 1968 الى العوامل المختلفة التي تعمل علي مقاومة النبات للجفاف ومنها :

### أ- تحمل البروتوبلازم للتجفيف Desiccation Tolerance :-

كما هو الحال في الكثير من الطحالب والاشن وحتى بعض النباتات البنية فان البروتوبلازم فيها يمكنه أن يظل حيا عند نزع الماء منه Dehydration ويمكن أن نلاحظ ذلك بسهولة في الكثير من الأعشاب والشجيرات التي تنمو في المناطق الجافة . ويلاحظ انه بالنسبة لهذه النباتات أن الصفات الخاصة بمقاومة النبات تحتل المكانة الأولى ، تعتبر أكثر أهمية من كمية المحصول . ومن أمثلة النباتات ويعتبر من احسن الأمثلة في هذا الشأن الزيتون . حيث يمكنه أن ينمو حيث يكون الجفاف علي اشده ولا تتاسب البيئة أي نوع آخر من الأشجار . وقد وجد أن من صفاته أن أوراقه تقاوم نزع الماء منها بشدة ، كما أن أوراقه مغطاة بطبقة سميكة من الكوتين وكذلك مغطاة بطبقة من الزغب كما انها جلدية وصغيرة . ويعتبر هذا النبات من اقدر النباتات علي المعيشة في ظروف الجفاف .

### ب- تجنب الجفاف أو تأخير حدوثه :

ولذلك أهمية أقل في تحمل الجفاف ، ويوجد ذلك في معظم النباتات ال Mesophytes وقد يرجع ذلك إلى بعض الصفات المورفولوجية والفسيولوجية ، والتي ينتج عنها تجنب حدوث نقص الماء Water Stress وذلك يكون بطرق كثيرة منها .

### ج- تعديل موسم النمو:

وذلك كما في حالة الكثير من الحوليات التي تنمو وتزهر خلال اسابيع قليلة ، فبعد نزول الأمطار علي سطح التربة لا يلبث النبات أن ينمو ويكتمل نموه ويزهر ويكمل حياته قبل أن يحدث النقص الشديد في الماء Water Stress وبذلك أمكن للنبات أن يقاوم الجفاف ، ولكن عن طريق تجنب الفترة التي يحدث فيها الجفاف حيث أن فترة حياته قصيرة وينمو في خلال اسابيع محددة ، وكذلك لوحظ انه في بعض أعشاب البحر الأبيض انه يحدث بها سكون خلال موسم الجفاف Dry Season وخلال ارتفاع درجات الحرارة ( 1968 McWilliam ) .

### د- المجموع الجذري المنتشر :

المجموع الجذري المنتشر من اكثر العوامل المؤثرة في حماية النباتات ضد ضرر الجفاف . فالعمق والانتشار الواسع والتفرغ الكثير للجذور ويعمل علي وقاية لنبات من الجفاف لان جذوره في هذه الحالة تكون قادرة علي امتصاص الماء من طبقات التربة ولذا يتجنب النبات ضرر الجفاف ، فمثلا يلاحظ أن النباتات ذات الجذور لمتفرقة والمتنوعة والتي لا تمتد كثيرا مثل البطاطا والخس انها تعاني من نقص الماء اكثر من تلك النباتات ذات الجذور المتعمقة والكثيفة كالطماطم والتي تتمكن من امتصاص الماء اكثر من طبقات التربة المختلفة .

### هـ- التحكم في معدل النتج :

من الطرق التي يحتملها النبات لتأجيل حدوث نقص الماء في النبات Plant Water Stress حيث يتفاعل النبات مع الظروف المحيطة به لكي يعمل علي تقليل معدل النتج مثل نبات Larrea حيث يعمل النفاذ أوراقه فيقلل ذلك من معدل النتج . كم أن الكثير من النباتات تتفاعل مع Water Stress عن طريق إغلاق ثغورها . ويبدو أن تلك المجموعة من النباتات انها اكثر تحملا . واكثر مقدرة علي المعيشة تحت

ظروف الجفاف . واستجابة النباتات آل Water Stress في هذه الحالة وإغلاقها لثغورها يكون بمجرد بدء حدوث النقص المائي Water Stress كما أن وجود طبقة من الكيوتين علي الأوراق والتي ينتج عنها تحكم شديد فعال في معدل النتج وبذا يمكن للنبات مقاومة أو تجنب حدوث الجفاف ، وقد وصف Tal 1966 طفرة من الطماطم Wilty tomato والتي من الضعف أن تنمو حتي ظروف الجو المشبع بالرطوبة أو تحت ظروف المراقدة الزجاجية وذلك لان ثغورها لا يمكن أن تغلق علي الإطلاق . وذلك يوضح أهمية إغلاق الثغور للتقليل من معدل فقد الماء في النبات . وقد وصف Waggoners & Simmonds 1966 طفرة مشابهة من البطاطا .

### كفاءة استخدام النبات للماء Efficiency of Water use :

كفاءة استخدام الماء عبارة عن عدد الوحدات من الماء والتي تستخدم للحصول علي وحدة واحدة من الماء الجافة.

ولكفاءة استخدام النبات للماء أهمية قصوى وخاصة عندما يكون الإمداد بالماء Water Supply قليل.

وقد ذكر Sletyer 1964 أن كفاءة استخدام الماء تختلف من 200-500 للحصول علي اعلي محصول وقد يبلغ ٢٠٠٠ أو اكثر في المناطق الجافة ، وبصفة عامة فان المحصول العالي في المادة الجافة دليل علي كفاءة عالية في استخدام الماء وفي هذه الحالة فان إنتاج المادة الجافة يتم بسرعة اعلي من فقد النبات للماء . لذلك فان كفاءة استخدام النباتات ذات الجذور المتعمقة مع وجود تغذية كافية وتحت ظروف مثالية تكون من ٢٠٠-٥٠٠ وحدة من الماء تستخدم لإنتاج وحدة واحدة من المادة الجافة . وزيادة كفاءة استخدام النبات للماء ترجع لكفاءة عملية البناء الضوئي والتي تتسمح بدخول كميات كبيرة من ك أ<sub>٢</sub> وخروج كميات كبيرة من بخار الماء خلال الثغور .

وفي نبات ال *pimeappie* نجد انه ينتج كميات كبيرة من المادة الجافة كل عام بينما يحدث أقل فقد في الماء حيث أن الثغور في ال *pimeappie* تكون مغلقة معظم اليوم ويعتبر هذا من الأمثلة علي كفاءة عالية في استخدام الماء لتكوين كميات كبيرة من المادة الجافة؛ وقد يرجع ذلك أيضا إلى قدرة هذا النبات علي تمثيل حمض *crassuiaccar*. وفي هذه الحالة يكون النبات قادر علي تخزين ك كمادة عضوية خلال الليل ثم يحوله إلى كربوهيدرات خلال النهار . فيلاحظ دائما انه لزيادة كفاءة استخدام الماء فأن النبات يعمل علي زيادة المادة الجافة وليس العمل علي النقص في استخدام الماء وقد أشار Viets, ١٩٦٦.

انه من' الجائز أن يزيد المحصول مع تكرار عمليات الري . ولكن المحصول لكل وحدة من الماء من الجائز أن تقل في النسب العالية من الري؛ وقد لوحظ أن التسميد يزيد من كفاءة استخدام النبات للماء.

### التقسية :

يعتقد الكثير أن الزيادة الفجائية أو الارتفاع الفجائي والقاسي في ال *Water Stress* يرجع إليه أكثر ضرر عكس الزيادة التدريجية في ال *Water Stress* لفترة طويلة من الزمن .

والنباتات التي تتعرض لفترة أو أكثر من النقص المتوسط للماء *Moderate Water Stress* ويطلق عليها أن تقسية *Hardened* وهذه النباتات عادة يمكن أن تبقى حية تحت ظروف الجفاف دون حدوث ضرر عكس النباتات التي لم تتعرض للمعاملة السابقة. وقد ذكر الباحث أن التقسية *Hardening* تحدث تغيرات رئيسية في البروتوبلازم كزيادة في ال *Water Binding Capacity* أو الماء المرتبط بجانب زيادة لزوجه ونقص في النفاذية وقد ذكر ذلك . Hencke 1964 وقد قادت تلك الفكرة - التقسية - العلماء للمحاولة زيادة مقاومة النباتات للجفاف وذلك بمعاملة البذور قبل الزراعة . فيمكن نقع الجذور قبل الزراعة في الماء ثم تجفف هوائيا أو تتقع في

محلول ملحي . وقد أشار May 1962 ان التغيرات التي تحدث في البروتوبلازم يمكن ملاحظتها في النباتات التي تعرضت للجفاف وان هذه التغيرات في الغالب ناتجة عن الـ Water Stress وقد وجد ان الزيادة في نسبة الجذور إلى الأفرخ ، وكذلك صغر حجم الأوراق وسمك طبقة الكيوتين من الصفات التي توجد في النباتات التي عرضت إلى Water Stress ولذلك أهميتها حيث ان النباتات التي تتعرض مرة Water Stress تحمل من الصفات التي تعمل على زيادة جيدة في الإمداد المائي لأنسجة الورقة . كما تتميز بمعدل نتح اقل لكل واحدة من سطح الورقة حيث ان الثغور تغلق عند حدوث الـ Water Stress ولذا ظن هذه النباتات تكون قادرة على التحكم في فقد الماء عن تلك النباتات التي لم تتعرض لـ Water Stress وكمثال لتوضيح ذلك نبات فول الصويا فانه بعد تعرضه لـ Water Stress يكون سطح الأوراق به نسبة اعلى من الدهون ولذلك فان معدل النتح يكون اقل وبذلك تكون هذه النباتات اكثر قدرة على مقاومة الجفاف . 1965 Ciarck & Levit .

وقد ذكر Kelly *et al* ان نباتات الـ Guagule والتي عرفت بالـ High Water Stress يمكنها ان تسترد قوة نموها بسرعة ويمكن ان تنمو احسن من تلك النباتات التي لم تتعرض لـ Water Stress والتي أعطيت كميات وفيرة من المياه . وقد قدر ١٩٦٧ Orchard ، ان أوراق نبات الـ *Brassila Olerace Var. Fruticosa* والتي تفتتح خلال فترة الجفاف يمكن ان تبقى حية وتحمل اكثر ظروف الجفاف اكثر من تلك التي تفتحت بينما النبات يروي بصفة دائمة . وبالرغم من ان الـ Water Stress يقلل من النمو فانه لوحظ ان النباتات التي تتعرض لـ Moderate Water stress في بعض الأحيان يكون نموها اكثر وبسرعة وخاصة عند إعادة ربيها فأنها تنمو اكثر من تلك النباتات التي لم تتعرض لـ Water Stress وربما يحدث تجمع للكربوهيدرات و المركبات النيتروجينية في الـ Stressed Plov فتكون بعد ذلك في متناول النبات وتعمل على تنشيط نموه عند توفر الماء .



## مراجع مختارة :

- 1-Bray, E. A.; Bailey-Serres J. and Weretilnyke, E. (2000) : Responses to abiotic stresses . In Biochemistry & Molecular Biology of Plants, B. Buchanan, W. Gruissem, and R. L. Jones (eds.), American Society of Plant Physiologists, Rockville, MC, pp. 1158-1203 .
- 2-Dodig D.; Stojanović Z.; Denčić S. and Quarrie, S. (2000): Characterising wheat genetic resources for responses to drought stress. Book of Abstracts 3rd International Crop Science Congress, Hamburg, Germany, 137.
- 3-Dragović S.; Stanojević, D.; Aleksić, V. and Karagić E. (1997): The intensity of drought in eastern Serbia and its effect on crop production. Proceedings International symposium, Drought and plant production, Beograd. 1: 71-81.
- 4-Jevtić, S. and Milijić, S. (1997): Consequences of drought on environment and national economy in Eastern Serbia. Proc. of Workshop Sustainable irrigation in areas of water scarcity and drought, Oxford, 246-248.
- 5-Miletić, R. (1997): Influence of different methods of soil management on plum fruit properties in drought conditions. Proceedings International Symposium Drought and Plant Production, Belgrade, 139-142.
- 6-Petrović, R.; Dželetović S. and Račić-Goševska, A. (1999): Effects of Herbicides on Weed Control in Maize Under Drought. Proceedings, Balkan Drought Workshop, Beograd, 227-230.
- 7-Quarrie S. A.; Conde-Martinez V.; Dodig D. and Sofija, F. (2001): Genetic analysis of osmotic adjustment in droughted cereals. Program i izvodi saopštenja, XIV simpozijum JDFE, Goč, 120.

- 8- Sauter, A., Davies W. J. and Hartung W. (2001) : The long distance abscisic acid signal in the droughted plant. The fate of the hormone on its way from the root to the shoot . J. Exp. Bot. 52:1-7
- 9- Spasova D.; Spasov P; Maksimović S. and Jovanović O. (1998): Drought effects on agriculture in Yugoslavija. Proceedings, Balkan Drought Workshop, Beograd, 171-182.
- 10- Stojanović Ž.; Dodig D. and Stanković, S. (1999): Screening wheat genotypes for drought resistance. Proceedings Balkan Drought Workshop, Zaječar, 209-212.
- 11- Stojanović, Ž.; Stanković, S. and Dodig, D. (1999): Effects of methods of soil cultivation and sowing on wheat yields in a droughted environment. Proceedings Balkan Drought Workshop, Zaječar, 221-222.